ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

VORMALS „REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE“

ТОМ BAND XVI ВЫП. HEFT 2

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ · БИОМЕДГИЗ · МОСКВА · 1937

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

VORMALS REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
BEGRÜNDET VON AKAD. A. N. SEWERZOW

ТОМ XVI

ВЫПУСК 2



УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

ГОСУД. ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ (БИОМЕДГИЗ)

МОСКВА—1937

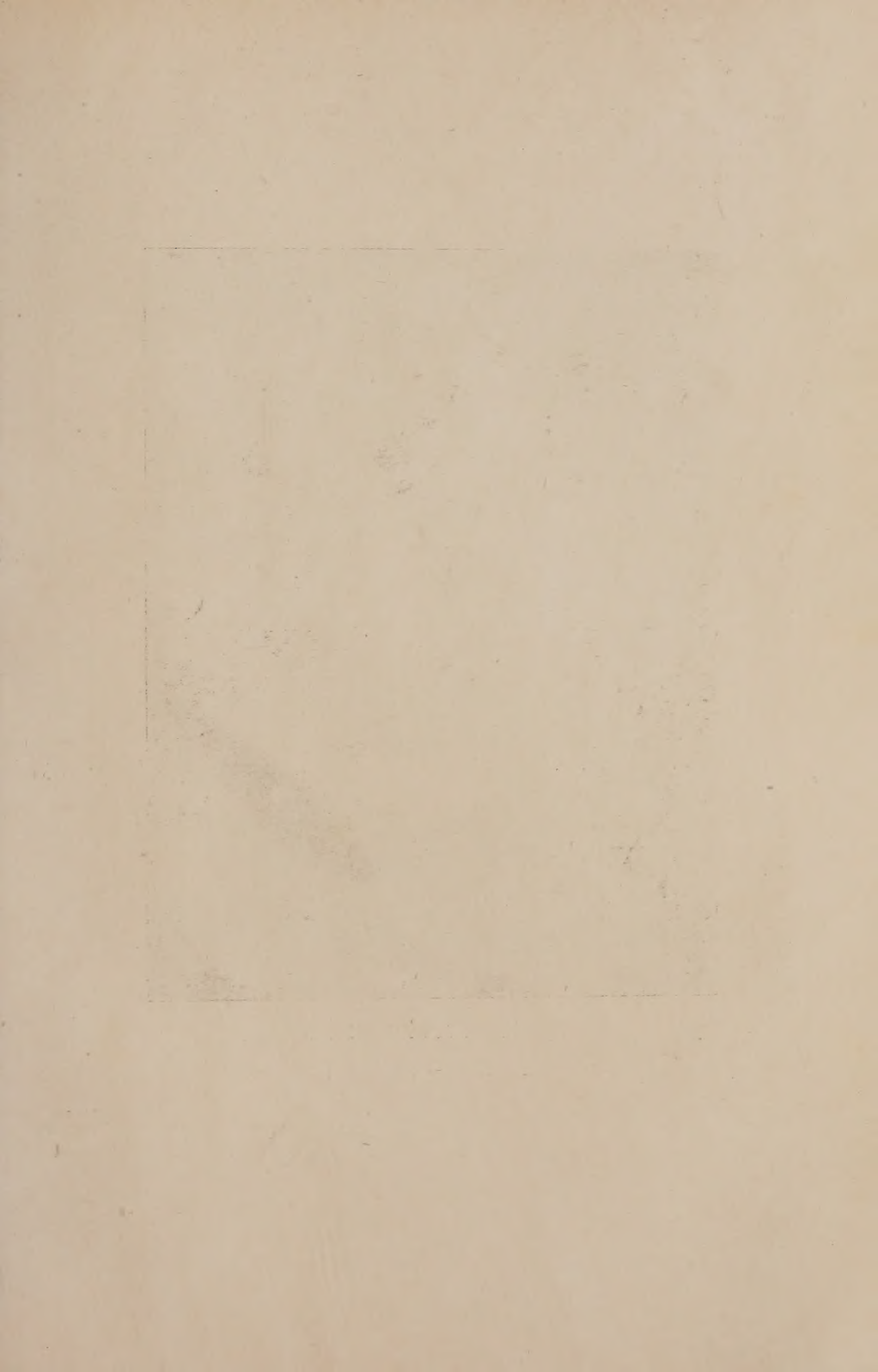
Ответственная редакция: **А. С. Зернов, А. М. Быховская и Л. Б. Левинсон**

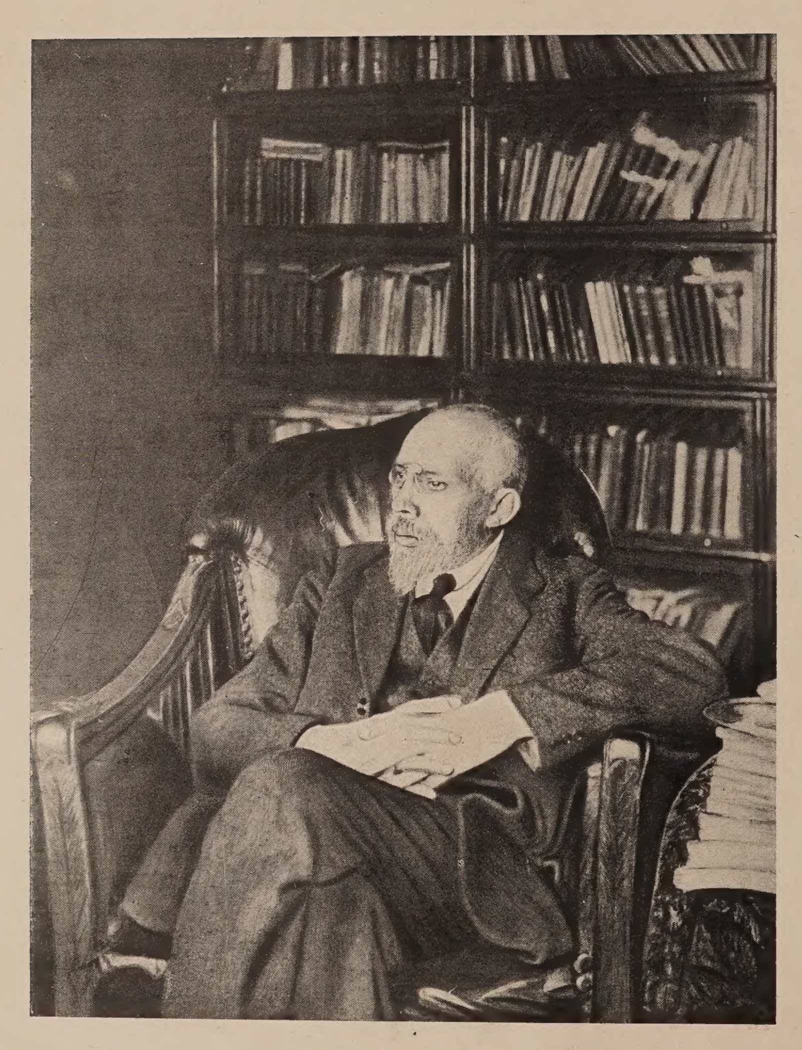
Сдан в производство 26.III.1937 Техн. редактор Е. Болдырева
Подписан к печати 17.V.1937 Выпускающий М. В. Аксенфельд

Уполн. Главл. Б—20664 Биомедгиз № 187 $13^3/_8$ п. л. 19 авт. л.

Емк. л. 60 000 зн. Заказ № 476 Тираж 1 800 экз.

15-я тип. ОГИЗ треста «Полиграфкнига», Москва, Малая Дмитровка, 18





АКАДЕМИК А. Н. СЕВЕРЦОВ

1866 — 1936

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 2

ЖИЗНЬ И ТВОРЧЕСТВО АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВА
1866—1936

Проф. Б. С. Матвеев

В день семидесятилетия, 24 сентября 1936 г., когда к Алексею Никалаевичу собрались его ученики с приветствием, он уже больной, лежа в постели, сказал: „я сделал все, что мог". Этими словами Алексей Николаевич чрезвычайно ярко охарактеризовал свою жизнь.

А. Н. Северцов родился 11 (24) сентября 1866 г. Отец Алексея Николаевича—Николай Алексеевич Северцов—известный ученый, зоолог, знаменитый путешественник по Средней Азии, основатель русской орнитологии и зоогеографии, один из первых последователей Дарвина в России, имя которого известно каждому зоологу систематику и зоогеографу. А. Н. Северцов рано потерял отца, который утонул случайно в реке Дон, когда Алексею Николаевичу было 17 лет, и он остался на попечении своей матери. Среднее образование он получил в Московской Поливановской гимназии. На фоне старой казенной классической школы Поливановская гимназия отличалась очень резко. Она была рассадником живой культуры, и Алексей Николаевич всегда с большой благодарностью вспоминал своего учителя Л. И. Поливанова, руководившего живыми научными беседами и спорами молодежи по самым животрепещущим вопросам литературы, истории и искусства.

По окончании гимназии в 1883 г. Алексей Николаевич пошел по стопам своего отца и поступил на естественное отделение Физико-математического факультета Московского университета и стал работать у ученика и друга своего отца и его продолжателя, молодого профессора, М. А. Мензбира, занимавшего после смерти А. Я. Борзенкова кафедру зоологии и сравнительной анатомии позвоночных животных. Любовь и интерес к творческой исследовательской работе по эволюционному учению он унаследовал от своего отца и воспринял от своего руководителя. Но с самого начала своей научной деятельности он пошел по самостоятельному пути. В то время в лаборатории М. А. Мензбира собралась группа студентов-товарищей А. Н. Северцова, имена которых в дальнейшем стали хорошо известными: это П. П. Сушкин, Н. А. Иванцов, В. П. Хомяков, В. Н. Львов, сыновья известного зоолога проф. С. А. Усова (на дочери которого, Марии Сергеевне, А. Н. Северцов женился), и несколько моложе их Н. К. Кольцов и С. А. Усов.

Начало научной деятельности А. Н. Северцова, т. е. конец XIX столетия, характеризуется бурным расцветом биологических наук, особенно историческим направлением в биологии, развившимся на базе широкой пропаганды эволюционного учения Э. Геккелем, кото-

рый установлением тройного метода изучения эволюционного процесса (сравнительной анатомии, палеонтологии и эмбриологии) положил основание филогенетического направления в морфологии.

А. Н. Северцов своими первыми же работами о развитии черепа Pelobates fuscus (1891) и о сегментации мезодермы Pelobates fuscus (1892) активно включился в один из самых центральных вопросов морфологии — проблему метамерии черепа и головы, которой он посвятил первый этап своей научной деятельности.

В то время классические работы Гегенбаура открыли широкие перспективы дальнейшей разработки основных проблем сравнительной анатомии. В проблеме метамерии головы происходила борьба между сравнительно-анатомическим и эмбриологическим методами в морфологии. Замечательные исследования фон Вая привлекли внимание к данным эмбриологии и внесли, казалось бы, полную ясность в толкование вопроса о сегментации мезодермы, но в то же время выступил Антон Дорн и целый ряд других эмбриологов, давшие совершенно иное толкование эмбриологическим данным фон Вая, откуда возник скептицизм к значению эмбриологии для вопросов филогении со стороны Гегенбаура, М. Фюрбрингера и др. И вот с 1891 по 1901 г. появляются 10 работ А. Н. Северцова, посвященных разностороннему анализу проблемы метамерии головы, которые сразу же выдвинули его как центральную фигуру среди русских морфологов. Работа „Развитие затылочной области низших позвоночных“, 1895 г., где содержится необычайно четкий и ясный обзор истории вопроса о метамерии головы и на основании сравнительного анализа затылочной области осетровых рыб и амфибий устанавливается процесс развития черепа позвоночных животных, была защищена А. Н. Северцовым как магистерская диссертация. Работа же „Метамерия головы электрического ската“ (1898) дала А. Н. Северцову степень доктора зоологии. В этой работе, пользуясь впервые примененным в этом вопросе методом графических реконструкций, он пытается разобрать сущность разногласия между различными школами германских ученых и обосновывает значимость эмбриологического метода.

После защиты докторской диссертации А. Н. Северцов получает кафедру сравнительной анатомии в Юрьевском университете и покидает Москву. Уже в 1899 г. в юбилейном сборнике К. Купфера, у которого А. Н. Северцов работал во время заграничной командировки (1896—1898), появилась новая важная работа „Развитие черепа акул“, где он публикует целый ряд новых данных по онтогенезу черепа и по настоящее время цитируемых в литературе, и на эмбриологических данных блестяще доказывает обоснованность теории Гегенбаура о метамерии черепа. Весьма важным моментом, характеризующим эту работу, является впервые поставленный вопрос о коррелятивном взаимодействии органов при их развитии, в частности, о коррелятивном взаимодействии между черепом и головным мозгом.

В своих сравнительно-анатомических работах А. Н. Северцов не ограничивается простым сравнительным анализом фактов и везде ставит целью разобрать эволюционное соотношение изучаемых им животных и установить пути, по которым шло развитие этих групп животных в прошлом. Главное внимание он уделяет сравнительно-анатомическому и сравнительно-эмбриологическому методам филогенетических исследований, причем особое значение он придает изучению поздних стадий развития, считая, что именно эти стадии дают особенно ценные результаты для изучения филогенеза. При этом он подчеркивает важность систематичности сравнения, доказывая, что в основу должны быть положены систематически близ-

кие формы и только сравнительное изучение близких форм может дать заключение о строении их общих предков. Большое место в своих работах А. Н. Северцов уделяет скелету, считая необходимым во всех возможных случаях сопоставить данные, полученные изучением сравнительной анатомии и эмбриологии, с данными по палеонтологии.

При этом он берет не отдельные скелетные ряды, как делал даже Гегенбаур, а всегда изучает скелет вместе с мускулатурой и нервами как анатомически, так и эмбриологически, что дает ему всегда возможность составить себе представление о роли изучаемых им органов в целом организме; он всегда пытается изучение формы связать с функцией. С этой стороны представляет большой интерес следующий цикл работ, посвященный вопросу о происхождении парных конечностей позвоночных животных, который А. Н. Северцов осуществляет уже в Киевском университете, куда он переводится из Юрьева в 1902 г. В этих работах А. Н. снова включается в разработку самого боевого вопроса того времени и своим энтузиазмом творческой работы привлекает к себе много молодых учеников. Блестящая по своей логической стройности, но отвлеченная теория бисериального архиптеригия Гегенбаура (о жаберном происхождении парных плавников рыб и пятипалой конечности наземных позвоночных) при углубленном исследовании наткнулась на ряд противоречий. В противовес ей эмбриологи выставили теорию происхождения конечностей от боковых складок, которую Рабль применил и к происхождению конечностей наземных позвоночных, выводя их из стилевидной, однолучевой нитевидной конечности некоторых современных двоякодышащих рыб (Protopterus и Lepidosiren) путем постепенного дихотомического расчленения.

В 1908 г. после нескольких предварительных работ А. Н. Северцов выпускает большую монографию „Очерки по развитию мускулов, нервов и скелета низших четвероногих“, где он с исчерпывающей полнотой дает сравнительно-анатомический анализ конечностей рептилий и частично амфибий. В этой работе А. Н. сопоставляет свои данные с палеонтологическими по ископаемым рептилиям и на основании детального исследования развития передних и задних конечностей рептилий создает новую теорию происхождения пятипалой конечности четвероногих из семилучевой конечности родоначального предка, которая образовалась из многолучевого плавника рыбообразного существа. В настоящее время эта теория является общепринятой во всей мировой литературе.

В последние годы А. Н. Северцов снова вернулся к вопросу о происхождении парных конечностей уже низших позвоночных парных плавников различных рыб в связи с проблемой эволюции костных рыб.

В работах о развитии брюшных плавников осетровых рыб (1926) и эволюции брюшных плавников рыб (1934) он на громадном фактическом материале дает полную картину путей эволюции парных плавников современных и ископаемых рыб. При этом им намечаются два пути эволюции: в одну сторону пошла эволюция пелагических рыб (Osteichtyes aktinopterygii) и в другую—прибрежных донных рыб (Osteichtyes crossopterygii), давших начало наземным позвоночным.

Изученный материал дал А. Н. Северцову возможность перейти к общетеоретическим проблемам. Еще в 1910 г. на съезде естествоиспытателей и врачей в Москве он выступил с речью на тему „Эмбриология и эволюция“, которая затем в 1912 г. вылилась в боль-

шую книгу „Этюды по теории эволюции". В этой книге он переработал вопрос о значении эмбриологии в эволюционном учении, разобрал биогенетический закон Э. Геккеля и критику авторов, его отрицающих.

Доказав с полной несомненностью, что закон рекапитуляции имеет место в развитии отдельных органов, А. Н. Северцов дополняет биогенетический закон теорией филэмбриогенезов, объясняющей, какими способами в эволюции при видообразовании появляются новые признаки. Сущность этой теории, как известно, заключается в том, что новые признаки при видообразовании появляются как наследственные изменения на самых различных этапах онтогенеза. Теория филэмбриогенеза дала совершенно новое понимание взаимоотношения онтогенеза и филогенеза. Идеи А. Н. Северцова о громадном значении эмбриональных изменений на процесс эволюции получили в настоящее время широкое развитие как у нас в СССР, так и в Западной Европе и Америке.

Дальнейшие работы уже на базе теории филэмбриогенеза были направлены на восстановление филогенеза низших позвоночных. Этот цикл работ протекает уже в Московском университете, куда А. Н. Северцов возвращается в 1911 г. из Киева профессором на кафедру сравнительной анатомии. Институт сравнительной анатомии Московского университета являлся базой, в которой выросла школа русских сравнительных анатомов. Еще учитель М. А. Мензбира проф. А. Я. Борзенков положил основание сравнительно-анатомической библиотеки и музея. М. А. Мензбир из маленького кабинета сравнительной анатомии создал в системе Физико-математического факультета МГУ большой институт с прекрасной библиотекой и первым музеем сравнительной анатомии, из стен которого выросла мензбировская школа сравнительных анатомов: П. П. Сушкин, А. Н. Северцов, Н. К. Кольцов, Д. Н. Кашкаров, С. А. Усов и др. Здесь в Московском университете, в Институте сравнительной анатомии, А. Н. Северцов нашел почву для развития своих новых идей и для создания нового направления эволюционной морфологии, собрав вокруг себя дружную группу учеников, спаянных единой школой и с гордостью носящих имя учеников своего учителя.

В работах по филогенезу низших позвоночных А. Н. Северцов ставит своей задачей путем сравнительно-анатомического и эмбриологического изучения современных животных воссоздать филогенез целого организма таких животных, палеонтологические остатки которых не могли сохраниться. И вот в течение ряда лет (1916, 1917, 1925) появляются три замечательные монографии, объединенные общим заглавием „Исследования по эволюции низших позвоночных", восстанавливающие ряд гипотетических предков низших хордовых животных на основании сравнительно-анатомического и эмбриологического изучения ланцетника, круглоротых и хрящевых рыб. При этом анализе А. Н. Северцов разграничивает в данных группах первичные анцестральные признаки, сохранившиеся у современных форм от первичных предков, и признаки, новоприобретенные в их собственной эволюции как приспособления к современным условиям жизни. Кроме того, в этих работах А. Н. Северцов окончательно доказал, что круглоротые составляют особый класс позвоночных животных, ответвившихся от первичных черепных позвоночных чрезвычайно давно, в то время, как до этого миног и миксин считали рыбами, дегенерировавшими в связи с паразитическим питанием.

В заключение строится родословное древо низших позвоночных животных, которое отличается от прежних представлений тем, что

между современными низшими и высшими группами восстанавливается целый ряд промежуточных звеньев. Прежде всего он восстанавливает организацию родоначальника хордовых, первичное бесчерепное животное (Acrania primitiva), давшего в одну сторону современных ланцетников, а в другую — предков черепных позвоночных — первичных черепных (Protocraniata), обладающих уже сердцем, органами чувств головным мозгом и черепом. Эволюция черепных позвоночных, по, мнению А. Н. Северцова, шла также в двух направлениях. Одна группа с энтодермальными жаберными лепестками, названными им внутреннежаберными (Entobranchiata), дала ископаемых щитовых (Ostracodermi) и современных круглоротых (Cyclostomata), объединяемых общим признаком, отсутствием кусающих челюстей и парных конечностей, но в то же время характеризующихся активным дыханием и питанием.

Другая группа с эктодермальными жабрами — наружножаберные (Ectobranchiata), явились древнейшими предками всех позвоночных, причем при реконструкции эволюции челюстноротых (Gnathostomata) А. Н. Северцов дает другую трактовку эволюции висцерального аппарата, чем давал Гегенбаур. Основными прогрессивными чертами, приобретенными ими в филогенетическом развитии, также явились повышение функции дыхания и переход от пассивного питания к активному, но другим путем, чем у предков циклостом, а именно расчленением жаберных дужек на четыре элемента, превращением передних четырех в челюстный кусающий аппарат, развитием плакоидных чешуй и зубов и появлением парных плавников. Все разобранные морфологические этапы в эволюции низших позвоночных А. Н. Северцов подробно разбирает с функциональной и биологической стороны: повышение функции дыхания и питания, функции нападения и защиты, функции ориентировки в пространстве. Таким образом, гипотетические формы, описываемые им, принимают вполне реальную форму живых организмов; интересно отметить, что позднейшие палеонтологические находки подтвердили гипотетические предположения А. Н. Северцова о предках позвоночных животных, сделанные на основании сравнительно-анатомических и эмбриологических данных. Известными скандинавскими палеонтологами Киером и Стеншио на Шпицбергене было открыто большое количество остатков панцырных рыбообразных существ, принадлежащих группам Ostracodermi, при изучении которых ими был применен метод реконструирования мягких органов по шлифам так, как реконструирует морфолог строение зародышей по микроскопическим препаратам. При реконструировании мозга, жаберной области и других органов этих ископаемых форм выяснилось, что они принадлежат действительно группе бесчелюстных черепных позвоночных (Agnata), как и круглоротые, и у них было найдено от 10 до 15 жаберных отверстий, как это было установлено А. Н. Северцовым при реконструировании зародышей миног, акул и других рыб.

После изучения филогенеза низших позвоночных животных А. Н. Северцов направляет свое внимание и внимание своих учеников на подобное же комплексное изучение филогенеза рыб. Особенно его интересует положение в филогенетической системе осетровых рыб как группы костнохрящевых рыб, занимающих промежуточное положение между эласмобранхиями и костными рыбами. Для этой цели понадобилось детальное сравнительное изучение целого ряда отдельных органов. А. Н. Северцов всегда подчеркивал, что, поскольку эволюция высших позвоночных и особенно рептилий,

млекопитающих, по исследованиям американских и европейских зоологов и палеонтологов, исследована сравнительно хорошо, перед морфологами должна стоять задача заполнить пробел по изучению филогенеза разных групп рыб и амфибий. Когда это будет выполнено, то получится полная картина эволюции всех позвоночных животных, что даст возможность сделать целый ряд важных выводов относительно общих законов эволюционного процесса, к которым мы уже подходим, но которые за недостатком достаточно обширного материала, обработанного с филогенетической точки зрения, мы еще не можем формулировать с удовлетворительной для нас степенью точности и убедительности (А. Н. Северцов, 1925).

Из всего вышеизложенного совершенно ясно, насколько глубоко продумана и насколько цельна и целеустремленна была научная деятельность Алексея Николаевича. Переходя от работы к работе, он сам лично, и тоже заставляя делать своих учеников, шел от одной ступени к следующей по вполне ясно им представляемом пути.

Прежде чем говорить о филогенезе костных рыб, А. Н. Северцов предпринимает ряд специальных исследований. Считая, что в вопросе о филогенезе костных рыб громадное значение имеет костный скелет, он прежде всего обращает внимание на строение и развитие скелета и органов, с ним связанных. В ряде работ он изучает строение и развитие наружного костного скелета, костных чешуй осетровых рыб, костных ганоидов и кистеперых (1923—1925). В этом вопросе он поддерживает гипотезу Вильямсона—Гудрича о самостоятельном развитии костных чешуй в коже под плакоидными чешуями и выясняет процесс обособления ганоина и космина в сложных костных чешуях.

Исследование чешуй дает право поставить вопрос о происхождении костного черепа во всем его целом (1926). Не менее важный фактический материал для вопроса о филогенезе рыб дали работы А. Н. Северцова о развитии хрящевого черепа осетровых рыб (1926—1928), костных ганоидов, а также вышеупомянутые исследования по эволюции грудных и брюшных плавников различных рыб (1926—1934). Наконец, следует еще упомянуть работы о развитии жаберных кровеносных сосудов (1922) и о висцеральном скелете и его мускулатуре (1926/27). Все эти исследования вместе с циклом работ, проделанных его учениками, дали большой фактический материал для анализа филогенетических взаимоотношений между разными группами костных рыб. На основании сопоставления хрящевого черепа, плавников, жаберных сосудов, соотношения висцерального скелета к осевому черепу осетровых рыб с акуловыми и костными рыбами, а также на основании установления примитивных черт в строении костного черепа осетровых рыб А. Н. Северцов защищает точку зрения большой близости Acipenseridae к акуловым рыбам и возражает против теории Смита Вудварда и других палеонтологов, считающих современных осетровых рыб потомками костных рыб, вторично, путем дегенераици, утерявших внутренний костный скелет.

Работами по филогенезу осетровых рыб (1923—1931) открылась дискуссия между морфологами, сравнительными анатомами современных животных и палеонтологами, возглавляемыми в настоящее время в Швеции Стеншио и Гольмгреном. Я не имею возможности в данной статье останавливаться на подробном разборе этой борьбы двух методов морфологического исследования, решение его предстоит еще впереди. История морфологии учит, что единственно правильным путем морфологического исследования является приме-

нение тройного метода параллелизма, т. е. сочетание воедино данных сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии. Палеозоологи Стеншио, Гольмгрен и Л. С. Берг в своих выводах, построенных на одних данных палеонтологии, лишь констатируют противоречия между их данными и данными сравнительной анатомии и эмбриологии современных форм и просто отвергают последние, считая данные палеозоологии более достоверными. А. Н. Северцов шел всегда по пути их согласования. Можно с уверенностью сказать, что этот путь более правильный, и будущие исследователи должны будут найти одно общее, единое решение этого вопроса.

В результате всего этого цикла работ А. Н. Северцов строит родословное древо всех рыб, доведя его до ответвления предков наземных позвоночных животных. В этом древе так же, как и в древе низших хордовых, он устанавливает целый ряд промежуточных звеньев между современными группами костных рыб. Определив место хрящевым рыбам и хрящевым ганоидам, он разделяет костных рыб, как было упомянуто выше, на две биологические группы: первая группа морских и пресноводных пелагических рыб (Osteichtyes aktinopterygii) объединяет костных ганоидов (современных и ископаемых) и всех костистых рыб, вторая группа пресноводных прибрежных рыб (Osteichtyes crossopterygii) объединяет кистеперых рыб, двоякодышащих и предков наземных позвоночных.

Такова общая картина научного творчества А. Н. Северцова как сравнительного анатома и филогенетика.

Так постепенно, шаг за шагом, в лице А. Н. Северцова слагался ученый теоретик эволюционного учения, от отдельных сравнительно-анатомических работ пришедший к разрешению общих проблем эволюционного процесса, создатель нового направления эволюционной морфологии, для которого филогенетические работы являются не самоцелью, а лишь средством для установления общих морфологических закономерностей эволюции. Такое направление работ является чрезвычайно характерным для Алексея Николаевича, он всегда очень четко подчеркивал, что общими вопросами эволюции надо заниматься не путем рассуждений по поводу прочитанных книг, а лишь конкретной исследовательской работой, поставленной так, чтобы она имела целью установление общих закономерностей эволюционного процесса.

Переходим теперь к обзору работ акад. А. Н. Северцова общеэволюционного характера, к А. Н. Северцову как одному из немногих теоретиков эволюционного учения, продолжателю Дарвина и его проповедников: Э. Геккеля в Германии, Гексли в Англии и К. А. Тимирязева и В. О. и А. О. Ковалевских в России. В своих теоретических работах А. Н. Северцов занял позиции яркого борца за материалистическое мировоззрение. Будучи последовательным сторонником дарвинизма и эктогенеза, он на своем громадном, конкретном фактическом материале показал несостоятельность идеалистических установок западноевропейских эволюционистов, как это будет рассмотрено ниже. Теоретические работы А. Н. Северцова вывели морфологию из методологического тупика, в котором она очутилась в Западной Европе и открыла новые горизонты дальнейшего развития.

В книге „Этюды по теории эволюции" А. Н. Северцов только начал разработку проблемы в з а и м о о т н о ш е н и й о н т о г е н е з а и ф и л о г е н е з а. Все его дальнейшие работы являются дальнейшим обоснованием выставленной им теории филэмбриогенезов, к которой он снова возвращается в работе „Отношение онтогенеза и филогенеза" в 1927 г. и, наконец, посвящает этой проблеме целый

отдел своей последней теоретической сводки „Морфологические закономерности эволюционного процесса", которая вышла на немецком языке в 1931 г. и над переработкой которой к новому, дополненному русскому изданию он был занят все последние годы до самой смерти.

Подводя итоги в этой книге работам своим, учеников и западноевропейских ученых, разрабатывающих проблему о соотношении между онтогенезом и филогенезом, А. Н. Северцов ставит теорию филэмбриогенезов одной из центральных проблем среди морфологических закономерностей эволюции. Теория филэмбриогенезов возродила эмбриологический метод изучения эволюционного процесса, поставленный под сомнение критиками биогенетического закона. Она в очень ясной форме вскрыла ошибки в понимании взаимоотношений онтогенеза и филогенеза, данном Э. Геккелем в его формулировках биогенетического закона, и восстановила более полное и глубокое понимание, высказанное впервые Ф. Мюллером в 1864 г. в его известной книге „За Дарвина". Онтогенез—не краткое повторение, отражение филогенеза, как односторонне принимал Э. Геккель, а лучше сказать иначе, что филогенез есть совокупность онтогенезов генетического ряда поколений и всех тех наследственных преобразований, которые происходят на различных этапах индивидуального развития. В связи с такой постановкой вопроса основное внимание А. Н. Северцова было обращено на изучение способов или модусов, какими осуществляется в процессе эволюционного развития возникновение новых признаков при видообразовании. А. Н. Северцов дает довольно подробный перечень этих способов филэмбриогенеза. Основными являются следующие: изменения конечных стадий развития, благодаря новым надставкам—анобалии; изменения начальных зачатков органов—архаллаксисы; изменения, отклоняющие путь развития на средних стадиях развития—девиации. Эти изменения могут носить положительный характер при прогрессивных преобразованиях, могут носить и отрицательный—при регрессивных процессах. Процессу редукции А. Н. Северцов уделяет особое внимание в специальной работе „Очерки по редукции органов позвоночных" (1931), где разбирает способы регрессивных изменений. Два способа, им отмеченные: рудиментация—уменьшение органа и афанизия—полное исчезновение, представляют собой примеры отрицательных модусов филэмбриогенеза. В последнее время А. Н. Северцов включил в число модусов филэмбриогенезов также изменения во времени закладки органов (ускорение и замедление) так называемых гетерохронии и, наконец, в своей последней работе (1936) начал новую интересную область исследования—изучение закономерностей гистогенеза. Важным моментом в теории филэмбриогенеза есть связь с законами К. фон Бэра о порядке возникновения систематических признаков в онтогенезе, отмеченных А. Н. Северцовым в 1927 г., которая открывает перед исследователями очень мало разработанную, интересную проблему онтогенеза систематических признаков. Эта проблема, помимо теоретического значения, может иметь большое приложение в практике народного хозяйства в животноводстве при селекции и гибридизации, как это показало применение теории стадийности акад. Лысенко и И. В. Мичурина в растениеводстве.

Второй теорией эволюционного процесса, разбираемой А. Н. Северцовым, является морфобиологическая теория путей эволюции, которая охватывает собой два основных направления эволюции: биологический прогресс, приводящий к победе в борьбе за существо-

вание, и биологический регресс, ведущий к вымиранию. Филогенетические изменения на этом общем пути протекают посредством особых специальных изменений строения и функции органов в связи с изменяющимися условиями среды. Отсюда следует разбор всех различных типов или принципов филогенетических изменений органов. К морфобиологической теории относится также анализ эволюции филетических корреляций (координаций).

В последнее время на западе получили широкое распространение различные идеалистические направления в морфологии. Сюда относятся идеалистическая морфология (А. Нэф, В. Франц, А. Мейер, Ф. Любош, Брандт и др.), подходящая к вопросам прогрессивного развития с точки зрения проявления в эволюции имманентного аутогенетического процесса, и типологическая морфология (Э. Якобсхаген и др.), пользующаяся сравнительным методом лишь для анализа сходств и различий как уклонений от общего типа и отказывающаяся от эволюционных проблем. А. Н. Северцов занял в этом вопросе совершенно четкую позицию эволюциониста дарвиниста и сторонника эктогенетического характера эволюции. На большом фактическом материале он устанавливает, что биологический прогресс не есть процесс постепенного усовершенствования, а является сложным комплексом прогрессивных и регрессивных изменений. Филогенетические исследования показали А. Н. Северцову, что различные приспособления организмов далеко неравноценны с биологической и филогенетической точки зрения и отсюда вытекают четыре направления биологического прогресса, им установленные: 1) ароморфозы — морфо-физиологические изменения, повышающие общий уровень жизнедеятельности организма; 2) идиоадаптации — приспособительные изменения к специальным условиям существования не повышающие организацию на высшую ступень; 3) ценогенезы — эмбриональные приспособления, ограниченные определенным этапом жизни организма и не сохраняющиеся у взрослых форм; 4) дегенерации — когда биологический прогресс достигается общим морфофизиологическим регрессом (при паразитизме или у сидячих форм) (два последние пути, не одноценные с первыми, они по существу представляют лишь специальный частный случай общего процесса двух главных первых). Разбирая эти направления эволюционного процесса на филогенезе изученных форм, А. Н. Северцов дает картину последовательного чередования ароморфозов и идиоадаптации в эволюционном развитии, открывая этим широкие горизонты для объяснения разных фаз эволюции животных с экологической точки зрения.

Важным и новым моментом в теоретической литературе по эволюционным вопросам являются теоретические выводы о взаимоотношении формы и функции, в которых разбираются различные типы или принципы филогенетических изменений органов, устанавливающие различные типы взаимной связи между строением организма и его жизненными отправлениями. При рассмотрении этих типов центр тяжести переносится с анатомических изменений органов на физиологические. Основным моментом при филогенетическом изменении органа является его мультифункциональность. В процессе эволюции каждая из многообразных функций может измениться количественно (усиливается или ослабляется) или претерпевать качественные изменения.

В первую группу А. Н. Северцов относит пять типов: 1) интенсификация функции, 2) субституция органов (Н. Клейненберг), 3) физиологические субституции (Д. Федотов), 4) фиксация

отдельных фаз многообразной функции, 5) уменьшение числа функций.

Ко второй группе относятся семь типов: 1) расширение функции (Л. Плате), 2) смена функции (А. Дорна), 3) уподобление функции—симиляция, 4) активация функции, 5) субституция функции, 6) иммобилизация, 7) филогенетическое деление органов или функций.

Таким образом, в этом разделе А. Н. Северцов разбирает круг филогенетических явлений, рассмотрение которых было начато А. Дорном (1875) в его принципе смены функций, Н. Клейненбергом с его принципом субституции органов и дополнено Л. Плате (1924) в принципе расширения и интенсификации и Д. М. Филатовым в принципе физиологической субституции. А. Н. Северцов подвергает глубокому анализу принципы, высказанные прежними авторами и, кроме этого, устанавливает еще 9 новых принципов или типов филогенетических изменений органов, сведя их в стройную единую систему. В этой главе впервые поставлены на очередь и намечены пути разрешения одной из основных проблем биологии, проблемы формы и функции не с точки преобразования формы самой по себе, как смотрит описательная морфология, а с точки зрения значения органа как части целого в жизни организма, живущего в определенных взаимоотношениях с окружающей средой. Этот раздел теоретических выводов А. Н. Северцова, устанавливающих громадное значение в процессе эволюции преобразования функции органа, открывает очень плодотворные перспективы для развития эволюционной физиологии и экологии.

С этой стороны нельзя не отметить маленькой, почти популярной книжки А. Н. Северцова „Эволюция и психика“ (1923), где высказывается, что изменения поведения (навыков, привычек) являются первыми моментами при эволюционных преобразованиях организма к изменившимся условиям среды.

В связи с этим разделом стоит разработка закона корреляции. Еще в 1899 г. в своей работе по развитию черепа акул он обращал внимание на значение коррелятивных взаимоотношений органов в процессе эволюции. Проблема корреляции интересовала А. Н. Северцова всегда в дальнейших работах. Еще в „Этюдах по теории эволюции“ (1912) и в „Современных задачах эволюционной теории“ (1915) он дает терминологию изменений на первичные проталлаксисы, связанные со средой, и вторичные дейталлаксисы коррелятивные изменения, обусловленные изменениями других органов. Сами изменения он расчленяет на прямые и обратные. В книге „Морфологические закономерности эволюции“ он дает сводку вопроса и выделяет филогенетические корреляции в особый раздел координаций. Филетические координации он классифицирует на два типа: морфологические и топографические, и анализирует организм как целое, связанное в отдельных частях сложной системой координационных связей.

В 1920 г. А. Н. Северцов избирается действительным членом Академии наук СССР, а в 1925 г. членом Всеукраинской академии наук. Несмотря на предложение Академии наук перенести свою работу в Ленинград, в стены Академии, А. Н. Северцов продолжает оставаться со школой своих учеников в Московском университете в Институте сравнительной анатомии. Только в 1930 г. А. Н. Северцов, здесь же в стенах Московского университета, создает лабораторию эволюционной морфологии Академии наук. В 1935 г. при переезде в Москву Академии наук был создан Институт эволюционной морфологии и палеозоологии под руководством акад.

А. Н. Северцова и акад. А. А. Борисяка, 26 июня 1936 г. Центральный исполнительный комитет СССР в ознаменование 70 лет со дня рождения А. Н. Северцова и 45-летия его научной деятельности (24 сентября 1936 г.), желая отметить значение его работ для советской науки, вынес постановление о наименовании Института эволюционной морфологии его именем.

Нужно отметить, что большинство работ выполнено А. Н. Северцовым уже после Октябрьской революции: с 1891 по 1917 г. он выполнил около 30 работ, а с 1917 по 1936 г.—около 50. Талантливый и неутомимый исследователь Алексей Николаевич обладал совершенно исключительной работоспособностью. Он не знал, что такое выходные дни или отпуск, куда бы он не ехал, везде его сопровождали пишущая машинка и рукописи. Жить для А. Н. Северцова это значило работать. Уже во время болезни, не имея сил встать к столу, он все же все время проводил с книгой и рукописями. Он до последних дней продолжал интересоваться разными вопросами. Стоило заговорить с Алексеем Николаевичем о научном вопросе, как он забывал все свои болезни, одушевлялся, расспрашивал, кто чем занимается, интересовался, что делают его ученики.

В настоящее время еще трудно дать полную оценку богатому идейному наследию, оставленному акад. А. Н. Северцовым. Можно сказать вполне определенно, что только будущее развитие науки, которой отдал Алексей Николаевич всю свою жизнь и силы, покажет, какой громадный запас новых, плодотворных идей заключено в его замечательных исследованиях.

Остановимся теперь на воспоминаниях об А. Н. Северцове как о профессоре, учителе и человеке. Насколько цельно и целеустремленно все научное творчество Алексея Николаевича, также целостна, ярка и красочна его личность как человека, профессора и учителя. Для всех, видевших его, навсегда запомнилась его крупная, несколько сгорбленная фигура, суровый взгляд темных глаз, как бы пронизывающий своего собеседника, удивительной красоты лоб, длинные, очень подвижные руки с длинными пальцами, прекрасно дополняющие яркость его речи. Алексей Николаевич был человеком чрезвычайно разносторонних интересов. Еще из Поливановской гимназии он вынес большой интерес к литературе, философии и искусству, которыми он продолжал интересоваться всю жизнь, и книга по гуманитарным наукам наравне с научной всегда была в его руках. В живописи он сам владел и штрихом, и краской. Не говоря о том, что большинство рисунков в работах им выполнено самим, но, кроме того, он был автором нескольких альбомов, весьма интересных рисунков, выполненных в часы отдыха с большим искусством, содержанием и юмором. Чувство юмора вместе с яркостью языка при строгой требовательности к человеку, недостаточно серьезно относящемуся к делу, создало Алексею Николаевичу славу человека очень требовательного и сурового, но люди, близко сталкивающиеся с ним, знают, что под этой внешней строгостью таилось необычайно чуткое, вдумчивое отношение к человеку. Будучи строг к себе, он был очень требователен к своим ученикам, от своих учеников он требовал, чтобы всякое теоретическое соображение базировалось на конкретном фактическом материале, самим же обработанном. Он всегда очень резко нападал на научного работника, пытавшегося решать какие-либо эволюционные проблемы, подходя к этим вопросам с теоретическими рассуждениями, взятыми из книг, без собственного фактического исследования. Но,

с другой стороны, он никогда не давил ученика, не стеснял его индивидуальности. Недаром же столько людей разных специальностей считают гордостью называть себя учениками А. Н. Северцова, так как действительно ученик в его лаборатории получал школу исследовательской работы, которую он не мог забыть всю свою жизнь. Алексей Николаевич был большой друг молодежи, он всегда живо интересовался ее интересами, прекрасный рассказчик, спортсмен, любящий охоту, гимнастику, фехтование и теннис, он был всегда желанным гостем в кругу молодежи.

В университете А. Н. Северцов читал курсы: введение в зоологию и сравнительную анатомию, зоологию позвоночных, сравнительную анатомию и эволюционное учение. Все его курсы были проникнуты живой струей энтузиазма творчества исследователя-эволюциониста, которым он заражал сердца молодежи. Каждый из читаемых им курсов имел свою индивидуальность, не повторяя один другого. В курсе „введение в зоологию“ студент, только что пришедший со школьной скамьи, научался осмысливать отдельные, излагаемые ему элементарные факты, он научался научно мыслить и понимать те задачи, которые ставятся перед научным исследователем и университетом как рассадником научной мысли. В курсе зоологии позвоночных перед студентом в последовательном порядке раскрывалась постепенная картина эволюционного развития позвоночных животных от низших групп к высшим со всем многообразием форм как отражения громадного разнообразия приспособлений к самым различным условиям окружающей среды. Курс сравнительной анатомии был школой научного творчества на примере исследовательской работы самого профессора. Алексей Николаевич никогда не читал шаблонного курса, пересказывающего учебник по одной и той же программе, повторяемой каждый год. Он брал отдельные части сравнительной анатомии и давал полнейший анализ разбираемого им отдела, переходя от одного этапа исторического развития науки к другому и вводя студента в самые сокровенные тайны научного творчества. На лекции А. Н. Северцов приходил часто с рисунками своих еще не напечатанных работ и на своем личном опыте учил молодежь, как вести научную работу. Курс эволюционной теории раскрывал перед студентом в историческом разрезе постепенное развитие эволюционных идей, причем каждый эволюционист вставал перед его глазами обликом совершенно живого человека, с ярким абрисом окружающей среды того времени. Особенно подробно останавливался А. Н. Северцов на облике Дарвина, в последовательном порядке излагал всю историю его научного творчества и давал яркую картину его личности.

Когда студент или аспирант приходил в лабораторию А. Н. Северцова выполнить исследовательскую работу, Алексей Николаевич сам предлагал ему тему работы и отказывался руководить работой, выходящей из круга вопросов, разрабатываемых его лабораторией, что и создало единство и цельность в работе его школы. Молодой человек никогда не жалел об этом, ибо тем самым он сразу же входил равноправным членом в круг работающих в лаборатории и научался понимать ценность общения с людьми, объединенными общими интересами. Научные семинары, где каждый работающий делал доклад о своей работе и где сам А. Н. Северцов больше всего любил делать доклады о каждой своей работе не только сделанной, но и просто задуманной, всегда превращались в горячие дискуссии, затягивающиеся нередко за полночь. Каждое положение

докладчика обсуждалось самым тщательным образом и докладчик уходил с заседания полный новых вопросов.

В течение 35 лет профессорской и 45 лет научной деятельности А. Н. Северцов создал вокруг себя большую школу учеников, многие из которых в свою очередь явились руководителями своих школ учеников: акад. И. И. Шмальгаузен, возглавивший теперь в Академии наук Институт им. А. Н. Северцова, проф. М. М. Воскобойников, старший ученик, заместивший его в Киевском университете, профессора Д. Е. Белинг, Б. А. Домбровский, М. Е. Макушек ученики А. Н. Северцова по Киевскому университету. Профессора Б. С. Матвеев, С. Н. Боголюбский, В. В. Васнецов, С. Г. Крыжановский, А. А. Машковцев, С. А. Северцов и целый ряд сотрудников в Институте эволюционной морфологии Академии наук и в различных университетах и научно-исследовательских институтах являются учениками А. Н. Северцова Московской школы. На меня пала честь заместить кафедру и лабораторию А. Н. Северцова в Московском университете. Все ученики питают к своему учителю чувство горячей любви и глубочайшего преклонения. С громадной прозорливостью он всегда самым решительным образом, но в то же время с исключительной чуткостью боролся с малейшими тенденциями внутреннего разлада среди членов своей лаборатории, всегда находя пути к сохранению дружного единства. И действительно, школа Северцова—очень дружный коллектив.

Наконец, остановимся на роли А. Н. Северцова как общественного деятеля. Свой огонь энтузиазма к научному творчеству, к творческому созиданию светлого будущего в борьбе со всем отжившим и устаревшим А. Н. Северцов не ограничивал только кафедрой в университете. Широкие круги общественности хорошо помнят проф. А. Н. Северцова как блестящего лектора, собиравшего на своих публичных лекциях всегда переполненную аудиторию. Своими публичными лекциями на боевые темы современной биологии А. Н. Северцов всегда будил живую мысль, вливал бодрое мировоззрение и призывал к творческой созидательной работе на конкретном примере своей работы. Аудитория расходилась, переполненная запросами, которые потом долгое время служили темой бесед и обсуждения. Научные популярные книги А. Н. Северцова „Современные проблемы эволюционной теории“ (1915), „Главные направления эволюционного процесса“, „Эволюция и психика“ и ряд статей в журналах с большой ясностью излагают самые трудные проблемы, вводя читателя в круг современных запросов науки.

С первых же дней своей научной деятельности А. Н. Северцов принял участие в работе Московского общества испытателей природы, которое выбрало его своим почетным членом и членом ученого совета. Много лет он был председателем зоологического отделения Московского общества любителей естествознания, а затем и президентом всего общества. Во время империалистической войны, когда Россия была отрезана от мировой научной литературы, по инициативе А. Н. Северцова был организован первый в России Зоологический журнал, редактором которого он состоял до 1932 г. В настоящее время Зоологический журнал носит имя своего основателя и является центральным журналом в СССР, получившим широкое распространение и за границей.

А. Н. Северцов всегда был сторонником широкого научного общения, поэтому он был первым инициатором Всероссийской ассоциации зоологов, анатомов и гистологов и всесоюзных съездов. Советские зоологи, анатомы и гистологи хорошо помнят то значение,

которое сыграли в их жизни эти всесоюзные съезды в Ленинграде, Москве и Киеве, так как ничто не дает столько стимула к работе, как живое общение со своими товарищами.

В Московском университете он много лет состоял председателем предметной комиссии по зоологии. А. Н. Северцов горячо отозвался на призыв советского правительства к организации научно-исследовательской работы и по его инициативе был при биологических кафедрах естественного отделения физико-математического факультета Московского университета организован Научно-исследовательский институт зоологии, который под руководством А. Н. Северцова собрал вокруг себя научные силы Москвы и сделался Центральным научно-исследовательским институтом зоологии в Москве. Центральные правительственные учреждения высоко ценили строго объективное и глубоко продуманное мнение акад. А. Н. Северцова и всегда обращались к нему за советом по делам организации науки и высшей школы.

Свои научные достижения и достижения своей родины А. Н. Северцов всегда весьма горячо проповедывал и за границей на международных конгрессах, научных обществах и просто в беседах с учеными. В течение постоянных заграничных командировок в Германию, Австрию, Италию, Францию, Чехо-Славакию, Швецию А. Н. Северцов установил знакомство со многими иностранными учеными. На международном конгрессе в Падуе в 1930 г. он был избран председателем морфологической секции и в своих прекрасных докладах и в прениях выступал с резкой критикой идеалистических направлений в морфологии. Он работал на многих заграничных биологических станциях, откуда привозил научные материалы, которые он всегда с большой охотой предоставлял своим ученикам так же, как и свои личные препараты, не боясь конкуренции, а, наоборот, приветствуя инициативу в своих учениках.

На этом я и заканчиваю очерк жизни и творчества нашего дорогого учителя Алексея Николаевича Северцова. Это был такой большой человек, жизнь и творчество которого настолько богаты содержанием и красками, что нехватает слов, чтобы передать все то богатство, цельность и красочность, какими полна его личность.

Последние годы здоровье Алексея Николаевича сильно пошатнулось. На почве еще в молодости перенесенного нефрита и общей слабости пищеварительной системы у него развился быстро прогрессирующий нефросклероз, который постоянно отравлял организм А. Н. Доктора уже в течение многих лет считали его здоровье в угрожающем положении, но железный организм долго боролся с недугом. Орган за органом постепенно отказывались правильно работать, несмотря на исключительное внимание к его здоровью со стороны правительственных учреждений, врачей, сестер его обслуживающих и бессменное дежурство около него его жены и помощника в работе Людмилы Борисовны. Только сердце и голова до самых последних дней продолжали работать с исключительною четкостью. Наконец, 19 декабря 1936 г. сердце тоже перестало работать и в 9 часов 46 минут вечера жизнь Алексея Николаевича Северцова прекратилась.

Акад. А. Н. Северцов оставил после себя такое большое наследие научных идей, теорий, которые должны получить широкое применение в самых различных биологических науках, что можно с уверенностью сказать, что имя его не умрет с физической смертью и еще многие поколения научных работников будут жить его идеями и его мыслями, а это самое важное в жизни человека.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 2

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДВУХЛЕТНИМ КАРПОМ ЕСТЕСТВЕННЫХ КОРМОВЫХ ЗАПАСОВ ПРУДА

В. А. Мейен, Г. С. Карзинкин, В. С. Ивлев, А. Н. Липин, М. П. Шеина

Одной из основных проблем рыбного хозяйства является проблема использования рыбным населением кормовых запасов водоема. Для решения этой проблемы проведено огромное количество работ, с одной стороны, по определению кормовых запасов различных водоемов, а с другой—по изучению питания различных видов рыб.

Несмотря на большой труд, затраченный на изучение зависимости между кормовыми запасами водоема и его использованием ихтиофауной, до настоящего времени имеется более или менее полное решение только качественной стороны этой проблемы, т. е. известно какие рыбы, в особенности пресноводные, употребляют в пищу те или иные организмы. С количественной же стороны эта проблема почти не изучалась, и в этом направлении произведено очень незначительное количество исследований (см. Willer, 10, и Wundsch, 11). Из последних надо отметить работу Alm (1).

В своей работе 1922 г. Alm (1) по изучению продукции дна различных шведских озер приходит к выводу, что наибольшего богатства личинками насекомых донная фауна достигает ранней весной, до вылета imago, или поздней осенью. Количество же олигохет остается более или менее одинаковым в течение круглого года. Поэтому при определении продукции дна Alm рекомендует руководствоваться весенними пробами. Принимая, что основной пищей рыб является донная фауна, Alm ставит вопрос о зависимости между „продуктивностью" дна и количеством ежегодных уловов рыбы. Эту зависимость Alm обозначает так называемым F/b коэфициентом. Под последним он понимает отношения ежегодной рыбной продукции с 1 га (в килограммах) к „продуктивности" 1 га донной фауны (в килограммах) Определенный таким образом F/b коэфициент в большинстве случаев колеблется от $^1/_2$ до $^1/_4$. Только в некоторых случаях он повышается до 1/0,8 и снижается до $^1/_{31}$. Повышение F/b коэфициента до 1/0,8 Alm объясняет тем, что в таких озерах рыба питается преимущественно планктоном и береговой фауной. Низкий F/b коэфициент объясняет тем, что донная фауна недостаточно используется существующей ихтиофауной озера.

В эти выводы внес значительные поправки Lundbeck (7), которые сводятся к следующему: во-первых, надо принимать во внимание фауну не только „дна", но и береговой зоны, так как между ними нет резкой границы; во-вторых, надо определять среднюю „продуктивность" дна не по отдельным пробам, а по плотности населения отдельных участков; в-третьих, надо вычислять „продуктивность" не по однократно взятым пробам, а всю годовую продукцию; в-четвертых, в зависимости от физико-химических особенностей отдельных озер F/b коэфициент может меняться вследствие различной усвояемости корма рыбами.

В своей работе 1927 г. Lundbeck (7) применил метод Alm для рыбоводных прудов. Исследованию были подвергнуты 9 прудов Borneschen Teichwirtschaft Berneuchen в Неймарке. F/b коэфициент был получен путем деления веса полученной с 1 га рыбы

на вес количества донной фауны с площади 1 га. Количество донной фауны определялось по осенним сборам. Пробы брались в различных зонах исследуемых прудов в количестве 4—8 проб на пруд. Площадь прудов колебалась от 1,12 до 5,92 га. В пруды были посажены карпы ($K_1 + K_2$) и лини. Величина F/b коэфициента видна из следующей таблицы.

№ п/п.	Наименование пруда	Количество донных животных в кг на га осенью 1925 г.	Улов рыбы в кг (га [1])		F/b коэфициент	
			1920—1925 гг.	1925 г.	по среднему улову за 1920—1925 г.	по улову за 1925 г.
1	Mechthildteich	13,9	78(54)		5,6	—
2	Hansmannsteich	42,0	121(81)	84(87)	2,9	2,0
3	Generalteich	10,2	38(77)		3,7	—
4	Gr. Georgenteich	42,2	112(76)	88(84)	2,7	2,1
5	Maxateich	14,2	92(77)	57(67)	6,5	4,2
6	Luisenteich	246,2	240(65)	220(65)	1,0	0,9
7	Jochenteich	102,2	316(90)	379(100)	3,1	3,7
8	v. Debschitzteich	64,5	157(91)	196(100)	2,4	4,6
9	Dorotheenteich	90,7	290(76)	64(68)	3,3	0,7

На основании своих исследований Lundbeck приходит к следующим выводам:

F/b коэфициент должен быть в прудах одинаковым постольку, поскольку количество посадки по отношению к возможному улову остается одинаковым. В качестве масштаба служит штучный прирост. F/b коэфициент будет меньше при разреженной посадке и соответственном повышенном штучном весе. Lundbeck отмечает, что совершенно не имеется данных о том, как изменяется во времени количество донных животных. Поэтому условно он считает его неизменным. При расчетах он принимает как оптимальный F/b. коэфициент, равный $^3/_1$.

Принимая во внимание данные Pütter и Schäperclaus об обмене веществ у рыб, а также учитывая различные потери при последнем, Lundbeck ориентировочно принимает, не приводя каких-либо точных цифровых расчетов, что количество употребленного рыбой корма должно быть в 15 раз больше, чем оставшееся количество донных животных (осенью). Кроме того, Lundbeck считает, что очень большое количество донных животных погибает от других различных причин (поедание врагами, естественная смерть и т. д.). Поэтому он определяет оставшееся количество донных животных (осенью) по отношению к общей их годовой продукции, как 1 : 30. Так как F/b коэфициент был принят равным $^3/_1$ (по осенним пробам), то вследствие этого „истинный" F/b коэфициент" (годовая рыбная продукция: годовая продукция донных животных) определяется им в $^1/_{10}$.

Насколько нам известно, кроме работы Lundbeck, нет работ, которые пытались бы определить точные цифровые соотношения между количеством имеющихся в пруду кормовых запасов и их поглощением рыбами. Имеющиеся по этому вопросу работы различных авторов (Alm, Walter, Wundsch и др.) приводят только более или менее теоретические соображения, не подтверждая их обоснованными цифровыми данными, полученными экспериментальным путем.

Но и данные Lundbeck не могут, по нашему мнению, хотя бы приближенно решить указанную проблему. В самом деле, понятие F/b коэфициента устанавливает, и то весьма условно, только количественные взаимоотношения между рыбной продукцией водоема и его донной фауной, но не определяет количество употребленного рыбами корма. Понятие о F/b коэфициенте может быть только в известной части полезно при определении степени использования рыбным населением водоема донной фауны последнего, т. е. дает некоторые указания для суждения о правильности норм посадки (для прудового хозяйства).

Приводимые же Lundbeck соображения о количестве поглощаемого рыбой корма совершенно не подтверждаются какими-либо экспериментальными данными и по существу являются произвольными.

Кроме того, надо отметить, что при определении F/b коэфициента совершенно отбрасывается кормовое значение планктонных организмов. Хотя последние в питании большинства пресноводных рыб, в частности, прудовых, и имеют подчиненное значе-

[1] В скобках процентное отношение карпа к общей посадке (карп, линь).

ние, все-таки представляют собой в ряде случаев довольно заметную величину. Поэтому при общем решении проблемы использования рыбами кормовых запасов водоема необходимо принимать во внимание и планктонные организмы.

На основании вышесказанного представляется весьма важным попытаться дать экспериментально установленные цифровые показатели о соотношении между имеющимися в рыбоводном пруду кормовыми запасами и степенью их использования рыбами.

Настоящая работа и является попыткой дать ответ на эту проблему.

Для решения поставленной задачи необходимо было иметь следующие данные:

1. Изменение количества кормовых запасов пруда в течение вегетационного периода.

2. Состав пищи карпа и его изменение в течение этого же периода.

3. Количество поглощаемой пищи карпом в течение вегетационного периода.

В соответствии с этими разделами работ разработка темы проводилась тремя группами: гидробиологической—А. Н. Липин (планктон) и М. П. Шеиной (бентос), рыбоводной—В. А. Мейен и физиологической—В. С. Ивлева, с помощью В. А. Машатиной и Г. А. Морозовой, при консультации в физиологических исследованиях Г. С. Карзинкина. Общее руководство темой велось В. А. Мейен.

Работы велись на одном из прудов опытного хозяйства Мосрыбвтуза. Пруд имел площадь в 2 535 м² при средней глубине 60 см. По краям пруда имелись небольшие наводные заросли. Подводная растительность состояла из Elodea и Potamogeton. Из общей площади в 2 535 м², 680 м² приходилось на заросли и 1 855 м² на зону свободной воды.

Изучение кормовых запасов планктонных организмов производилось путем взятия проб через каждые 6 дней батометром на разных глубинах и пропускание пробы через газ № 20. Изучение кормовых запасов донных организмов производилось путем взятия проб через каждые 6 дней дночерпателем Петерсена в $^1/_{40}$ м².

Посадка годовиков карпа была произведена из расчета 480 на 1 га. Для того чтобы сохранить постоянную густоту посадки по мере изъятия рыбы из пруда для физиологических работ и исследования кишечников, из запасного пруда подсаживалось соответствующее количество карпов.

Целью физиологического раздела настоящей работы было установление пищевого рациона в течение вегетационного периода. Для получения сравнимых данных по количественному учету питания карпа и количественному изменению кормовых ресурсов пруда все расчеты велись в сухих весах и в азоте.

Физиологическая работа велась следующим образом.

Во-первых, два раза в месяц, при помощи облова брались пробы 3 раза в сутки по 5 карпов. Из общего количества в 15 карпов 3 оставлялись для приведения сырого веса к сухому и определения содержания азота. Таким образом, получились данные по весовому росту карпа, выраженные в сухих весах, прироста в теле рыбы азота.

Во-вторых, определялось количество азота, выделяемого карпом в течение суток, в виде окончательных продуктов белкового метаболиза. Для этой цели сейчас же по взятии пробы 5 карпов помещались в банки с водой, взятой из того же пруда и профильтрованной через вату. Количество воды первоначально бралось по 1 л для

каждой рыбы, а затем увеличивалось пропорционально росту подопытных карпов.

Температура воды в банках и в пруду была одинаковой. В течение всего опыта через воду в банках продувался воздух. Рыба выдерживалась в опыте в течение 4 часов. По предварительным опытам Г. С. Карзинкина, этот срок до известной степени гарантирует неизменность количества выделяемых азотистых веществ при перенесении рыбы в новые условия. Поэтому мы принимаем, что при соблюдении температурного равенства количество выделенного азота в банке равно его количеству, выделяемому той же рыбой за тот же срок в пруду. Необходимость же брать три серии рыб в течение суток диктовалась опасностью натолкнуться на известные суточные колебания, и мы не считали возможным данные четырехчасового опыта экстраполировать на полные 24 часа. По прошествии 4 часов рыба из банок выпускалась обратно в пруд, а вода подкислялась серной кислотой и по микрокьельдалю в ней определялось содержание азота. Так же поступалось с образцом воды, в котором рыба не содержалась. Разница между подопытными образцами и контрольными давала количество азота, выделенное рыбой в течение 4 часов.

В-третьих, велось определение азота в экскрементах; для сбора экскрементов использовались те же карпы.

Учет количественного состава экскрементов производился по методу Карзинкина (4—6). При определении содержания азота и сухого веса пищевых организмов были использованы данные из работы Г. С. Карзинкина (4—6), Е. А. Яблонской (3) и неопубликованные данные Лимнологической станции в Косине (М. А. Кастальской и Г. С. Карзинкина).

Получив рост рыбы, выраженный в единицах азота, было вычислено его количество, откладываемое в теле рыбы за каждый день. Учитывая, кроме этого, количество азота, выделяемого в виде продукта распада азотистых веществ и неусвоенного азота, заключенного в экскрементах, можно вывести суточный азотный баланс карпа.

В полном объеме указанные работы произвести не удалось, так как вспыхнувшая в пруду эпизоотия вызвала значительный отход рыбы. Эпизоотия прекратилась только около 15—20.VII, после чего не замечалось отхода рыбы; так как учесть в полной степени количество погибшей рыбы не представлялось возможным, то поэтому нельзя и точно определить число имевшихся в пруду карпов. Только с момента прекращения эпизоотии представлялось возможным точно установить имевшееся количество в пруду карпов. Это можно было сделать при помощи следующих расчетов.

26 июля, после того как эпизоотия по всем признакам прекратилась, было подсажено из резервного пруда 34 карпа После 26 июля было взято для исследования в течение августа 18 карпов. При облове 2.IX был получен 41 карп; так как с 26.VII по 2.IX отхода не наблюдалось, то поэтому можно определить количество карпов, имевшихся в пруду с 26.VII в 59 штук.

Так как количество рыбы в пруду можно считать точно установленным только с последнего срока, то поэтому все дальнейшие расчеты ведутся только с этой даты.

Таким образом, наблюдения и соответствующие расчеты охватывают период с 26.VII по 2.IX, при наличии 26.VII в пруду 59 карпов и вылове 2.IX 41 карпа. Принимая во внимание, что площадь пруда равнялась 2 535 м^2, фактическая густота посадки за указанный период колебалась между 150 и 142 двухлетних карпов на 1 га, т. е. 36,7 и

34,9% запроектированной нормы. Влияние разреженной посадки, как это будет показано ниже, оказало свое влияние на особенности питания карпа за изучаемый период.

В течение указанного периода изменения кормовых запасов планктонных организмов характеризуется табл. 1.

Таблица 1. Количество ракообразных в тысячах во всей массе воды пруда.

Table 1. The number of Crustacea in thousands in the whole mass of pond water

Наименование организмов Names of organisms.	16.VII	22.VII	28.VII	4.VIII	10.VIII	16.VIII	22.VIII	29.VIII
Cyclops	29 144	16 464	24 590	65 464	45 402	97 693	77 452	83 743
Diaptomus . . .	21 237	11 628	19 275	15 046	18 120	5 400	10 355	14 441
Daphne longispina	57 110	26 775	133 087	72 275	213 930	64 014	188 740	28 538
Ceriodophnia pulchella .	27 443	3 610	832	314	497	309	—	716
Simocephalus vetulus . . .	—	129	—	1 579	1 392	111	3 066	—
Bosmina longirestris . . .	163 730	22 557	64 480	28 478	39 435	9 970	3 505	345 077
Alona sp. . . .	—	276	—	622	1 227	—	—	142
Scapholeberis mucron . . .	—	577	—	1 169	3 681	167	289	76
Chydorus sphaericus . . .	8 166	6 110	2 288	32 920	73 937	32 331	72 428	3 965

Динамика развития бентоса по всей площади пруда характеризуется табл. 2, а в табл. 3 приведены данные о количественном составе содержимого кишечника карпов.

Как указывалось при описании методики физиологической части настоящей работы, для того чтобы иметь возможность получить сравнимые данные по количеству поглощаемого рыбами корма в течение суточного и вегетационного периода с данными по динамике развития кормовых запасов в пруду, все расчеты пришлось вести в азоте и в сухих весах. Необходимость прибегать к сухим весам объясняется тем, что сырые веса для бентосных организмов в очень сильной мере подвержены колебаниям, объясняемым чисто привходящими и трудно устраняемыми причинами, как, например, влажность помещения, где производится взвешивание, степень осушения организмов фильтровальной бумагой и т. д. Что же касается планктонных организмов, то определения сырых весов по вполне очевидным причинам очень произвольны и не могут быть применены при каких-либо расчетах.

На основании этих перерасчетов динамика развития планктонных организмов и зообентоса, выраженная в сухих весах и в азоте, представлена в табл. 4 и 5.

Так как, вследствие технических причин, не всегда можно было брать одновременно пробы для физиологических работ и исследования кишечников с гидробиологическими пробами, то поэтому в сроках взятия проб имеются небольшие расхождения. Поэтому в приводимых расчетах пришлось прибегнуть к экстраполяции.

Данные по росту карпа и накоплению в его теле азота приведены в табл. 6.

Таблица 2. Динамика зообентоса по всей площади дна пруда, выраженная в количестве экземпляров и сыром весе
Table 2. The number of the benthos over the whole area of the pond.

Название организмов Names of organisms	15—17.VII	21—23.VII	27—29.VII	3—5.VIII	9—11.VIII	15—17.VIII	21—23.VIII	27—29.VIII
Oligochaeta	10 162 600	8 405 915	5 539 186	4 234 328	6 319 128	12 810 715	8 718 000	13 762 515
Их вес в г (Their weight in grams.)	17 918	10 894	9 261	5 280	10 325	16 521	20 292	21 083
Chironomidae	11 092 200	7 006 528	5 734 830	2 896 000	3 993 943	2 374 328	3 749 200	2 945 285
Их вес в г (Their weight in grams)	34 982	11 278	9 150	4 785	3 573	1 941	1 756	1 471
Прочие Others	133 471	457 528	185 528	153 271	183 000	227 471	163 200	405 600
Их вес в г (Their weight in grams)	272	1 632	1 360	4 538	1 088	828	1 904	1 842
Общее количество The total amount	21 388 271	15 869 971	11 459 514	7 283 599	10 496 071	15 412 514	12 630 400	18 113 400
Общий вес в г Total weight in grams	53 172	23 804	19 771	14 603	14 986	59 290	23 952	24 396

Таблица 3. Среднее содержание в кишечниках пищевых организмов
Table 3. The average content in the intestines of food organisms

Дата облова Data of the catch	Количество исследованной рыбы The number of fish investigated	Средний вес рыбы Average weight	Содержимое кишечника по средним данным из всего количества исследованной рыбы The intestine content (the average of the whole number of fish investigated)						Примечание Notes
			колич. экз. Copepoda	колич. экз. Cladocera	Chironomidae	Corethra	грубая фауна Macroscopic faune	прочие Others	
19.V	5	21,4	149	22	476	—	—	—	—
5.VI	5	47,2	23	365	78[1]	—	—	—	50% составляют куколки
19.VI	5	62,2	47	1070	897	—	1	—	
4.VIII	4	117,2	693	1186	559	—	—	—	Pupae constitute 50%
19.VII	5	185,0	58	383	1351	—	4	—	Много остатков от
4.VIII	3	220,0	81	529	681	11	25	136	раковин Mollusca
19.VIII	2	440,0	—	64	64	—	10	—	Many shell debres.
2.IX	10	413,5	704	31	26	266	176[2]	—	4 экз. Nematoda

[1] В грубую фауну входят (Macroscopic fauna involves) Corixa и Ephmeridae

Таблица 4. Динамика развития планктонных организмов, выраженная в сухих весах, и мг азота

Table 4. The number of planktonic organisms expressed in dry weights and mg. of nitrogen

	16.VII	22.VII	28.VII	9.VIII	10.VIII	1[illegible].VIII	22.VIII	29.VIII
Copepoda. Сухой вес. . . . Dry weight in mg.	298 218	215 087	261 690	431 418	355 654	520 070	456 655	437 435
Азот в мг . . Nitrogen in mg.	26 380	19 015	23 133	37 438	31 440	45 974	40 368	38 669
Cladocera. Сухой вес мг . . Dry weight in mg.	781 794	266 115	1 135 553	631 354	1 881 211	580 120	2 034 275	815 687
Азот в мг . . . Nitrogen in mg.	70 361	23 950	102 200	56 792	163 309	52 211	183 085	73 412

Таблица 5. Динамика зообентоса по всей площади дна пруда, выраженная в сухих весах и азоте в граммах.

Table 5. The number of benthic animals over the whole area of the pond bottom, expressed in dry weights and gr. of nitrogen.

Название организмов Names of organisms		Дата The Data			
		15—17.VII	21—23.VII	27—29.VII	3—5.VIII
Oligochaeta	Сухой вес . . . . The total amount by dry weight	3353,658	2185,538	2049,499	1058,582
	Азот . . . . . . the Nitrogen	337,613	219,864	206,384	106,599
Chironomidae	Сухой вес	5657,022	1681,567	1376,352	724,000
	Азот	526,103	156,386	128,001	67,332
Прочие	Сухой вес.	52,054	311,119	257,884	85,832
	Азот	4,439	27,129	22,487	7,484
Всего	Сухой вес	9062,734	4178,224	3683,735	1868,414
	Азот	868,155	403,379	356,962	181,415

Продолжение табл. 5

Н звание организмов Names of organisms		Дата The Data			
		9—11.VIII	15—17.VIII	21—23.VIII	27—29.VIII
Oligochaeta	Сухой вес . . . . The total amount by dry weight	2085,312	3330,786	4010,280	4266,379
	Азот . . . . the Nitrogen	209,991	335,410	403,835	419,624
Chironomidae	Сухой вес	479,273	284,919	262,444	197,264
	Азот	44,572	26,497	344,417	18,345
Прочие	Сухой вес	206,790	156,955	362,304	348,816
	Азот	18,032	13,686	31,593	30,417
Всего	Сухой вес	2771,375	772,660	4635,028	4812,459
	Азот	272,585	375,593	459,845	468,386

Таблица 6. Рост и накопление азота в теле карпа
Table 6. Growth and accumulation of nitrogen in the body of the carp

Дата The date	19.VII	4.VIII	19.VIII	1.IX
Средний сырой вес в граммах Mean dry weight in gr.	228	332	394	421
Средний сухой вес в граммах Mean dry weight in gr.	54, 9	80, 7	95, 0	104,8
% азота от сухого веса The percent of N. in dry weight	11,34	11,87	11,06	10,83
Валовое содержание в граммах The total amount of N. in gr.	6,23	9,58	10,51	11,35

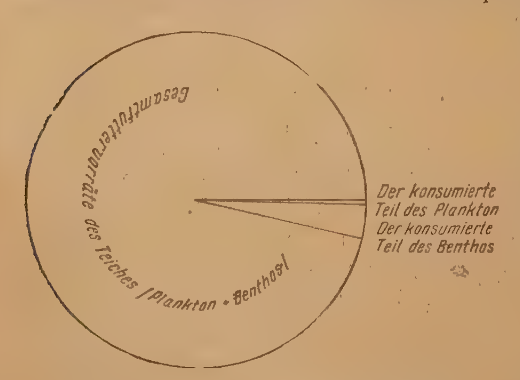
Полученные данные по суточному азотистому рациону приводятся в табл. 7.

Таблица 7. Суточный азотистый рацион в миллиграммах
Table 7. Daily nitrogen consumption in gr

Дата The date	19.VII	4.VIII	19.VIII	2.IX
Азот, отложенный в теле рыбы Nitrogen deposited in the body of fish	219,0	135,0	65,0	70,0
Азот, выделенный в виде конечных продуктов. Nitrogen given off as end-products	260,5	310,2	374,5	286,7
Азот экскрементов Nitrogen in excrements.	49,8	76,3	99,9	99,9
Суточный азотистый рацион в мг Daily nitrogen consumption in mg.	529,3	521,5	539,4	456,6

В этой таблице прирост азота вычислен по среднеарифметическим данным. Поэтому эти цифры надо рассматривать как приближенные, так как в действительности прирост идет более сложным путем. Однако для наших расчетов этими данными можно пользоваться.

Зная суточный рацион азота и процент соотношения отдельных пищевых компонентов, можно пересчитать, какое количество азота будет потреблено в виде той или иной пищи в сутки.



Суммируя количество употребленной пищи в определенные дни и сопоставляя эти цифры с имеющимися на те же дни в пруду кормовыми организмами, можно вычислить общее количество кормовых запасов в пруду и долю их потребления рыбой.

Эти данные приведены в таблицах 8 и 9.

Прилагаемая диаграмма хорошо иллюстрирует ту часть зообентоса и планктона, которые были потреблены стадом рыб из общих кормовых запасов пруда (рис. 1).

Необходимо отметить, что при учете зообентоса включались и Oligochaeta, но последние почти совершенно не употреблялись ры-

бами в пищу, как видно из табл. 8. Поэтому общий процент употребления рыбами зообентоса оказался пониженным. Количество же потребленных пищевых организмов гораздо выше (до 27—39%) (табл. 8).

Из этих данных видно, что потребление планктонных организмов в течение исследуемого периода (в перечислении на азот) было очень незначительно и колебалось от 0,17 до 1,16 %, в среднем 0,25%. Потребление же зообентоса колебалось от 3,77 до 12,08%, в среднем 6,33%.

Среднее использование кормовых запасов пруда карпом равняется 4,85%. Таким образом, можно сделать вывод, что в исследованном случае основное кормовое значение имеет зообентос. Необходимо отметить, что в этом преимущественном поглощении рыбами

Таблица 8. Количество запасов азота естественных кормов и процент потребления его рыбным стадом

Table 8. The quantity of natural food and the percent of its consumption by fish

		19.VII	4.VIII	19.VIII	2.IX
Copepoda	Содержание в планктоне	22 699	37 438	43 321	38 669
	Потребление рыбами	27	78	—	219
	Всего	22 726	37 516	43 321	38 888
	Процентные соотношения	0,12	0,21	—	0,56
Cladocera	Содержание в планктоне	47 200	56 742	117 648	73 412
	Потребление рыбами	293	1 019	283	47
	Всего	47 493	57 761	117 931	73 459
	Процентные соотношения	0,61	1,78	0,24	0,06
Oligochaeta	Содержание в бентосе	278 739	106 599	369 622	419 624
	Потребление рыбами	—	—	—	—
	Всего	278 739	106 599	369 622	419 624
	Процентные соотношения	—	—	—	—
Chironomidae	Содержание в бентосе	341 245	67 332	25 457	18 345
	Потребление рыбами	30 104	23 852	6 873	192
	Всего имелось	371 349	91 184	32 330	18 537
	Процентные соотношения	8,1	26 15	21,26	1,04
Прочие	Содержание в бентосе	15 784	7 484	22 639	30 417
	Потребление рыбами	804	1 095	14 957	18 261
	Всего имелось	16 588	8 579	37 596	48 678
	Процентные соотношения	4,85	12,76	39,78	37,51

зообентоса могла сыграть роль разреженная посадка. Дело в том, что двухлетний карп, как это установлено многочисленными работами, является по преимуществу бентоядной рыбой, питание же планктоном до известной степени является для него вынужденным.

Так как в силу разреженной посадки (всего около 36% нормальной) карп имел возможность питаться почти исключительно своей излюбленной пищей — зообентосом, то кормовые ресурсы планктона использовались очень незначительно. При более густой посадке можно ожидать наравне с еще большим использованием зообентоса и более интенсивного выедания планктонных организмов.

Некоторым подтверждением полученных результатов являются данные, полученные В. А. Мейен при проведении опытов выращивания зеркального карпа на Люберецких полях фильтрации в 1927 г. (Мейен, 8,9). Для этих опытов были использованы многоступенчатые пруды, в которых первые три ступени служили для биологической очистки сточной жидкости, а последняя — для выращивания

Таблица 9. Количество азота в кормовых объектах зоопланктона и зообентоса и процент потребления его рыбами

Table 9. The quantity of nitrogen in the zooplankton and the zoobenthos serving as food for fish an the percent consumed by them.

	19.VII	4.VIII	19.VIII	2.IX	В среднем
	Планктон Plankton				
Количество азота (N-Quantity.)	70 219	95 277	161 252	112 347	
Азот, потреблен. рыбами Nitrogen consumed by fish.	320	1 097	283	266	
Процентное отношение Percentage.	0,45	1,15	0,17	0,23	0,25
	Бентос Benthos				
Количество азота (N-Quantity)	666 676	206 362	439 548	486 839	
Азот, потреблен. рыбами N consumed by fish	30 908	24 947	21 230	18 459	
Процентное отношение	4,63	12,08	4,83	3,77	6,33

рыбы. Вода, поступавшая из третьей ступени в четвертую, имела в среднем 38,8 мг азота на 1 л, а выходящая из четвертой ступени — 13,4 мг на 1 л. Следовательно, в четвертой ступени оставалось в среднем 25,4 мг на 1 л. Так как нагрузка составляла 178 мг³ воды в сутки на 1 га, то суточное поступление азота в пруд можно определить в 4,51 кг на 1 га, а за весь период проведения опыта в 117 дней в 528,9 кг. За этот период рыбная продукция четвертой ступени оказалась равной 376 кг на 1 га.

Принимая, что в теле карпа содержится 77% воды, — продукция карпов в сухом весе с 1 га выразится величиной, равной 86,5 кг. Из вышеприведенных данных видно, что по отношению сухого веса в теле карпа содержится в среднем 11,2% азота. Отсюда легко вычислить, что с 1 га площади пруда в стаде карпов оказалось заключенным 9,7 кг азота. Таким образом, можно определить полезный коэфициент (в рыбоводном отношении) использования поступающего на четвертую ступень азота равным 1,8%.

Применяя подобный метод для вычисления коэфициента полезного использования поступающего азота в сточные рыбоводные пруды г. Амберга (Германия), пользуясь для этих расчетов данными, приведенными проф. Demoll (2), и принимая продолжительность вегетационного периода 120 дней, получаем цифру, равную 1,3%. Но для того чтобы приблизить полученные „полезные коэфициенты" для сточных прудов к нашим по использованию карпом естественных кормов, мы обязаны принять во внимание, что карпом для построения своего тела и его поддержания затрачивалось еще какое-то количество азота в виде потребления той или иной пищи. Если мы в основу положим кормовой коэфициент, равный 3, что для естественных кормов вряд ли будет преувеличенным, то оказывается для Люберецких полей из всего азота, поступившего в пруд и в нем оставшегося, лишь 5,5% принимало участие в образовании тела карпов, а для прудов г. Амберга эта величина будет равна 3,9%. Таким образом, мы теперь имеем следующие проценты использования азота стадом карпа: по пруду Мосрыбвтуза — 4,85% от азота, заключенного в теле животных организмов, по пруду Люберецких полей —

5,5% и по прудам г. Амберга — 3,9% от валового количества азота, поступившего и оставшегося в пруду.

Как указывалось выше, настоящая работа является только первым приближением к решению сложной проблемы использования ихтиофауной кормовой базы водоема, и ее выводы являются только ориентировочными, основная ее ценность, по мысли ее авторов, это разработка новой методики, которая позволяет решить одну из основных проблем рыбного хозяйства и в первую очередь прудового.

Выводы

1. Двухлетний карп при разреженной посадке (36% нормальной) в среднем поедает 4,85% всех кормовых запасов пруда.

2. Из существующих кормовых запасов планктонных организмов двухлетний карп при разреженной посадке употребляет от 0,17 до 1,16%, в среднем 0,25%.

3. Из существующих всех кормовых запасов (включая Oligochaeta) зообентоса двухлетний карп употребляет от 3,77 до 12,08%, в среднем 6,33%. Некоторые пищевые организмы, например, Chironomidae, Corixa, Corethra и др., выедаются значительно интенсивнее — от 27 до 39%.

4. После того как настоящая работа была сдана в печать, мы имели возможность ознакомиться с весьма интересной работой Г. Г. Винберга. Наблюдение над интенсивностью дыхания и фотосинтеза планктона рыбоводных прудов; напечатанной в Трудах Лимнологической станции в Косине, вып. 21, 1936.

В названной работе автор пытается сопоставить величину органического вещества, полученную в результате деятельности фитопланктона, выраженную в калориях, с величиной затраты энергии рыбы на ее продукцию.

Количество образовавшегося органического вещества, выраженное в калориях, по четырем изученным прудам имеет следующие величины: по пруду № 7 — 136 000 калорий, по пруду № 8 — 277 500 калорий, по пруду № 10 — 45 500 калорий и по пруду № 16 — 139 000 калорий. Выход рыбьего мяса из этих прудов был следующий: из № 7 — 12,7 кг, из № 8 — 13,7 кг, из № 10 — 8 кг и № 15 — 7,4 кг.

Принимая содержание в 1 кг живого веса карпа 1 000 калорий (величина, довольно близкая к истинной) и кормовой коэфициент, близкий 3, названный автор определяет, что продуктивность планктона в прудах превышает количество затраченной энергии стадом карпа: по пруду № 7—в 3,7 раза, по пруду № 8 — в 6,7 раза, по пруду № 10 — почти в 2 раза, по пруду № 15 — в 6,3 раза.

На основании этого автор приходит к выводу, „что приведенные выше цифры, указывающие на значительное превышение продукции планктона над продукцией рыбы, позволяют сделать заключение о значительной роли планктона...“.

Для нас представляет большой интерес попытаться связать данные названного автора с теми величинами, которые получены нами.

Прежде всего бросается в глаза, что мы получили величину потребления вторичного продукта стадом карпов в среднем количестве 4,8%; первичного же продукта, по данным Винберга, потребляется от 15 до 50%, т. е. получается полное несоответствие между остающейся несъеденной вторичной продукцией и приходящимся на ее долю количеством первичной продукции. Если мы допустим, что полученная нами цифра выедания вторичной продукции близка к

истинной (а она при разреженной посадке карпа и плохой уловимости некоторых компонентов зообентоса скорее даже преувеличена), то, пользуясь ею и данными Винберга, мы можем примерно указать, во сколько раз первичная продукция должна превышать продукцию рыбьего мяса.

Как известно, карп в основном является рыбой, потребляющей животные корма и главным образом зообентос. По нашим данным, среднее потребление зообентоса стадом карпа равно 6,33%. Предположим, что вся первичная продукция, образовавшаяся в прудах, изученных Винбергом, переводится непосредственно, минуя все остальные пищевые цепи, в зообентос. При этом мы должны допустить какую-то утрату первичной продукции. Весьма вероятно, что из 3 единиц первичной продукции образуется единица вторичного продукта, т. е. зообентоса. Тогда, переводя данные Винберга по величине первичной продукции различных прудов в калории, заключенные в зообентосе, мы получаем величины, приведенные в нижеследующей таблице.

№ пруда	Количество энергии, перешедшей в зообентос (в калориях)	Количество энергии, необходимой для продуктивности данного стада карпов (в калориях)	Необходимый процент использования зообентоса
7	45 333	38 100	84
8	92 500	41 100	44
10	15 166	24 000	158
15	46 333	22 200	49

В этой таблице дано количество энергии, использованной стадом карпов тех или иных прудов, и отсюда необходимый процент выедания ими зообентоса. Как мы видим, несмотря на то, что в этих прудах, так же как и в прудах Мосрыбвтуза, имелась сильно разреженная посадка карпа, процент необходимого выедания зообентоса, образовавшегося только за счет первичной продукции планктона, очень высок и превышает наш (6,3%) в 7—25 раз. О чем говорят эти цифры. Если мы допустим, что методика, применяемая Винбергом, достаточно удовлетворительна, то сопоставление этих цифр указывает на сравнительно малую роль фитопланктона в рыбной продуктивности водоемов. Ведь для того, чтобы создать количество зообентоса, из которого процент выедания равнялся бы нашему, т. е. 6,3, величину первичной продукции надо увеличить от 7 до 25 раз, т. е. в водоеме должен существовать источник продукции органического вещества в 7—25 раз более мощный, чем планктон. Если мы не будем принимать во внимание органических веществ, поступающих извне, так как по данным Винберга, поступление органических веществ аллохтонного происхождения в эти пруды ничтожно, то мы должны основную роль видеть в деятельности макрофитов.

Деятельность их, конечно, должна превышать деятельность планктона больше, чем в 7—25 раз, так как понятно, что далеко не все образовавшееся первичное вещество будет непосредственно переводиться в зообентос, часть его совсем не перейдет, а часть пройдет ряд промежуточных звеньев, где будет утеряно некоторое

количество энергии. Таким образом, возможно, что в водоемах не глубоких, с хорошо развитой литоралью основная роль в образовании первичной продукции будет принадлежать макрофитам.

Если же не признавать доминирующей роли макрофитов как продуцентов органического вещества, то, нам кажется, придется сделать вывод о некоторой неудовлетворительности методики, которой пользовался Винберг для определения образования количества первичной продукции фитопланктоном.

ЛИТЕРАТУРА

1. Alm G., Bottenfauna och fiskensbiologie i Ixtagjön samt jämförande studier över bottenfauna och fiskavkastning i vära sjöar. Meddel. gran. Kungl. Lantbrunksstyrelsen, N 236, Stokcholm, 1922.—2. Demoll R., Die Reinigung von Abwässern in Fischteichen, Handb. d. Binnenfischerei. Mitteleuropas, B. VI, 1, 1926.—3. Яблонская Е. А., К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение V. Усвоение естественных кормов зеркальным карпом и оценка с этой точки зрения кормности водоемов, Труды Лимн. ст. в Косине, в. 20, 1935.—4. Карзинкин Г. С., К вопросу изучения физиологии питания рыб, Труды Лимн. ст. в Косине, в. 15, 1932.—5. Карзинкин Г. С., К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение II. К изучению физиологии питания зеркального карпа, Труды Лимн. ст. в Косине, в. 19, 1935.—6. Карзинкин Г. С., К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение IV. Продолжительность прохождения пищи и усвоение ее мальками, Труды Лимн. ст. в Косине, в. 20, 1935.—7. Londbeck J., Der Fb.-Koeffizient für Teiche, Z. f. Fischerei, Bd. XXV, H. 4, 1927.—8. Мейен В. А., Очистка сточной жидкости в прудах и выращивание в них рыбы, Москва, 1932.—9. Mayenne V. A., Abwasserreinigung durch mehrstufige Teiche und Fischzucht in denselben. Arsch. f. Hydrob.. B. XXV, 1933.—10 Willer A., Die Nahrung der Fische. Handb. d. Binnenfischerei d. Mittelseuropa, Bd. L, S., 2.—11. Wundsch, Nahrung, Verdauung und Stoffwechsel der Fische. Handb. d. Ernähr. u. d. Stoffwechsels d. Landwirtsch. Nutztiere, 3, 1931.

THE CONSUMPTION OF NATURAL FOOD RESOURCES OF A POND BY THE TWO YEARS OLD CARP

by V. A. Mayenne, G. S. Karzinkin, V. S. Ivlev, A. N. Lipin and M. P. Sheina

Summary

One of the principal fishery problems is that which concerns the consumption of food resources of lakes by the fish population. To solve this problem a great number of works on the determination of food resources in different lakes and on the study of feeding of various species of fishes were carried out. As yet it has been impossible to establish a quantitative relation between the food resources of diverse lakes and fishes, although some attempts have been made in this direction, for example, by Alm (I) and Lundbeck (7).

The present work is one of such attempts to find a solution for this problem.

In order to fulfil the above task different studies were conducted for a part of the summer period, namely: 1) the study of the change in the quantity of food resources of a pond, 2) the study of the change in the composition of the carp's food, and 3) the study of the quantity of food consumed by the carp.

The works were run on one of the ponds of an experimental farm of the Moscow Fishery Institute, having an area of 2535 sq. m. with an average depth of 60 cm.

On account of an outbreak of epizootics the above mentioned work could not be completed, for it was possible to begin it only from July

26th, after the end of epizootics. By this time about fifty-nine specimens of two years old carps remained in the pond and it was on them that observations were performed. The plankton was studied on samples, taken periodically by means of a bathometer with a subsequent filtration through a net of silk bolting cloth N 20, and the benthos by means of the Petersen bottom-sampler (area 1/40 sq. m.).

In order to obtain comparable data on the quantitative evaluation of the carp's feeding and quantitative changes of food resources of the pond all the diterminations were made for dry weights and their nitrogen content. The daily food consumption of fishes was expressed values of nitrogen metabolism. For this puprose every fifteen days samples of five specimens each, were taken in a catch done three times a day. From the total number of fifteen specimens three were left for establishing their dry weight and nitrogen content, which gave a weight growth of the carp for the dry weight and increase of nitrogen in the body of the fish (see table VI). Secondly, the total quantity of nitrogen, given off by the carp, as products of protein metabolism and unconsumed remnants of food in its excrements, was determined. To that effect the live carps of each catch (done three times a day) were placed into glass jars filled with pond water, where they remained for four hours under the temperature conditions of the pond. After the lapse of this time the carps were let out into the pond and the nitrogen was determined both in the water and in the excrements of those fishes.

Now, having ascertained: 1) the growth of the fish expressed in nitrogen, 2) the nitrogen given off by the fish as products of protein metabolism, 3) the quantity of unconsumed nitrogen in excrements and 4) the percent composition of various food organisms in the intestine of the carp as well as the nitrogen content of those food objects, it was possible to determine the daily nitrogen balance of the carp.

Tables 1 and 2 show changes in the quantity of the zooplankton and the benthos calculated for the whole pond.

Data on the quantitative composition of the alimentary tract content of the carps are recorded in table 3.

Changes in the dry weight and nitrogen content of the plankton and the benthos are represented in tables 4 and 5.

In table 6 data obtained on the growth and nitrogen accumulation in the body of the carps are recorded,

The daily nitrogen consumption is shown in table 7. If the total daily consumption of nitrogen and the correlation of separate food components are known, the quantity of nitrogen consumed in the form of some organisms or others may be calculated. By summarising the quantity of food, consumed during certain days, and comparing those figures with food organisms, which were present in the pond on the same days (expressing this all as nitrogen), it becomes possible to compute the total amount of food resources in the pond as well as the part of them consumed by the fish. These data are given in tables 8 and 9.

The consumption of planktonic organisms by the fish in the course of investigations (recounted for nitrogen) as compared to their total number proved to be very insignificant, fluctuating from 0.17% to 1.16% and being in the average 0.25%. As to the consumption of the zoobenthos, it varied from 3.77% to 12.08%, reaching in the average 6.33%.

The mean consumption of the pond food resources by the carp was equal to 4.85%.

Evidence obtained on the rearing of carps on the Luberetzky sewage fields serves to confirm the results of the work performed. The fishes were reared in the fourth grade of manygraded ponds. In the average the

inflowing water, the fishes were provided with, contained 38.8 mg. of nitrogen per liter, while the outflowing water had 13,4 mg. p. liter. Thus in the fourth grade pond the average consumption of nitrogen per liter was equal to 25.4 mg.

During the whole period of observation, which lasted 117 days, there entered into the pond 528.9 kg. of nitrogen. For this time the fish production expressed in nitrogen, calculated for all fishes, reached 9,7 kg.

Hence the efficiency value with regard to fish-culture is 11.8%.

When using data, obtained by Demoll (2) the efficiency value proves to be 1.3%.

The importance of this work consists in the development of new methods, allowing to solve one of the principal problems connected withfisheries and first of all with that of ponds.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 2

К ВОПРОСУ О ДИНАМИКЕ АЗОТА В ОЗЕРНОМ ПЛАНКТОНЕ

С. К. Осипов

Из лаборатории гидробиологии Института зоологии МГУ

ВВЕДЕНИЕ

Азот является одним из важнейших элементов в составе протоплазмы растительного планктона. Отсутствие этого биогенного ингредиента в органическом веществе делает невозможным образование белковых соединений, без которых немыслимо развитие органической жизни вообще и в водоеме в частности. Биологические процессы в водоеме сводятся или к созиданию и накоплению биогенных элементов в органическом веществе, или же в конечном счете к их разложению. При распаде органических веществ азот выделяется главным образом в виде аммиака. Последний, благодаря деятельности нитритных и нитратных бактерий, окисляется сначала в азотистую, затем в азотную кислоту, которые служат источником азотного питания водорослей. Процессы нитри- и нитрофикации всегда проходят с большей или меньшей затратой энергии и зависят от степени развития жизни в водоеме. Такова схема круговорота азота органических веществ.

Сопоставление содержания органического азота в различных частях данного водоема дает возможность судить о темпе развития органической жизни в нем и об общей мощности запасов азота. Работы последних лет указали на решающую роль азота в круговороте органических веществ в водоеме,

МАТЕРИАЛ И ОБЪЕКТ

Материалом для нашей работы послужили сборы „мембранного" планктона из озера Маузлы зимой (1933) и летом (1934). Зимний материал главным образом поверхностный (подо льдом), летний—дает полное представление о вертикальном распределении планктона.

Нами было проделано 34 определений органического азота в планктоне (по микрокьельдалю). Пробы брались в различных участках озера (см. карту).

Специфичность нашего материала заключается в преобладании летом фитопланктона над зоопланктоном (Diatomeae и Cyanophyceae—99,4%), зимой преимущественно преобладает зоопланктон (Rotatoria и Cyclopidae).

Физико-географический характер озера Маузлы в общих чертах может быть определен следующим образом: озеро расположено на Урале в 40 км западнее Магнитогорского комбината. Восточные

гряды Уральского хребта (Керты), к которому приурочено озеро, сложены из осадочных пород яшм и зеленых песчаников и изверженных порфиритов. Озеро суживается двумя хребтами: в восточной части хребтом Кутыкай и с юго-запада Карангалыком. На западном берегу озеро имеет два притока (Аюталаган и Тотбай), сильно поросшие нитчаткой (Spirogyra). Площадь (P) озера равна 7,9 км², объем (V) -87,01 мил. куб. метр., максимальная глубина 26 м. Главная водная растительность: Phragmites communis, Scirpus locustris, Potamogeton lucens и Nuphar luteum.

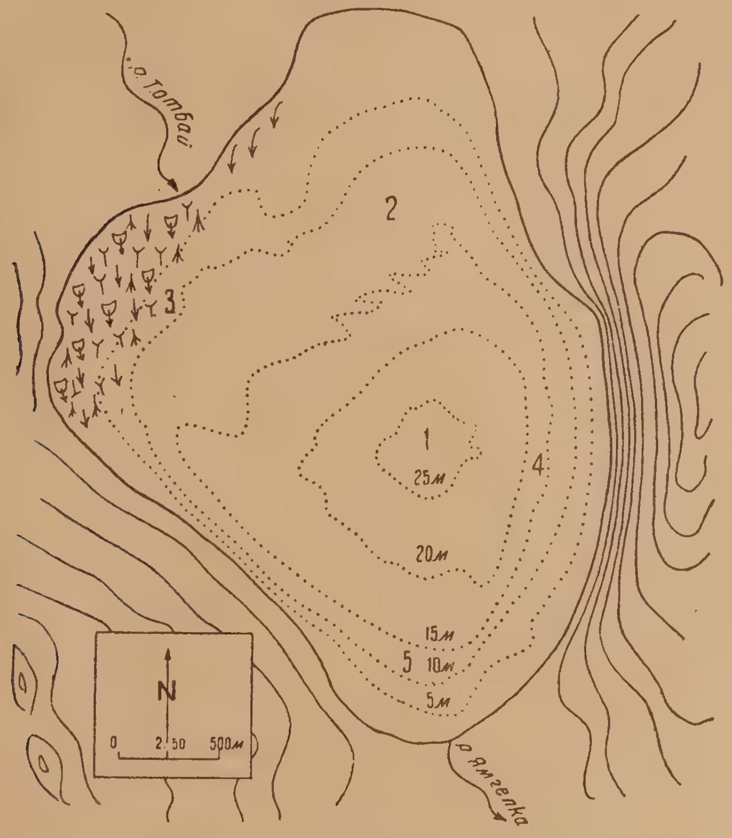


Рис. 1. Озеро Маузлы

В западной части на дне озера лежат густые заросли водорослей Chara и Nitella.

В табл. 1 сведены результаты исследований.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследованиями Birge, Juday, Demogalla, Petersen и др. было доказано, что азот и его соединения в определенные месяцы года бывают в минимуме и ставят предел развитию водорослей, которые являются первопищей для целого ряда животных.

Так, Birge и Juday (1922), изучая сезонное колебание органического азота в планктоне, установили зависимость распределения азота от темпа развития и систематического состава планктона. Для озера Мендота они указывают два максимума весной и осенью и два минимума летом и зимой. Иногда бывает третий максимум

Таблица 1. Распределение органического азота в планктоне озера Маузлы. Зима 1933 г. Лето 1934 г.

№ п/п.	Число и год	Местонахождение станции	Максим. глубина в м³	Глубина по слойно	Грунты	Направление ветра	Азот (N) в mg м³	Количество организмов 10^5 на 1 м³
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1				0			490	23,9
2				5			940	24,3
3	24. VIII. 1934	Середина озера № 1	26	10	Черный ил	Штиль	770	23,8
4				15			805	54,0
5				20			707	60,3
6				25			455	60,0
7				0			305	7,6
8				5			420	5,6
9	25. VIII. 1934	Северный берег № 2	13	10	Серый ил	N E (3)	665	21,5
10				13			1 245	25,4
11				0			1 576	58,4
12	25. VIII. 1934	Южный берег № 5	13	5	Серый ил	N E (3)	470	4,8
13				10			1 080	23,0
14				13			280	85,7
15				0			1 695	178,0
16	26. VIII. 1934	Западный берег у зарослей № 3	11	5	Оливковый ил	NNE (3)	3 850	19,5
17				11			5 180	9,4
18				0			840	29,3
19				5			645	128,2
20	27. VIII. 1934	Восточный берег № 4	18	10	Темносерый ил	N (5)	715	24,6
21				15			1 400	26,9
22				18			1 190	62,5
23	15. VIII. 1934	Западный берег № 6	7	0	Песок	Штиль	980	93,0
24	15. VIII. 1934	Северный берег № 8	4	0	„	„	940	13,1
25	15. VIII. 1934	Северный берег № 4	16	0	Темносерый	„	874	27,8
26	15. VIII. 1934	У зарослей № 5	3	0	Песок	„	2 265	28,5
27	16. III. 1933	Западный берег № 3	12	12	„	—	194	
28	16. III. 1933	Середина озера № 2	0 Под	льдом	—	—	119	
29	16. III. 1933	Южный берег № 5	15	„	Черный ил	—	142	
30	15. III. 1933	Западный берег № 2	2	„	Песок	—	56	
31	18. III. 1933	—	0	„	„	—	83	
32	15. III. 1933	Восточный берег № 4	16	„	Темносерый ил	—	270	
33	18. III. 1933	Середина озера № 1	0	„		—	98	
34	15. III. 1933	Серед. № 1	23	„	Черный ил	—	238	

в августе. Максимум органического азота в планктоне озера Мендота они наблюдали в апреле (249,7 мг на 1 м³) и в октябре (574,2 мг на 1 м³), минимум—в июле (35,4 мг на 1 м³). Наши данные по органическому азоту в планктоне озера Маузлы дают гораздо более высокое значение на 1 м³, чем для озера Мендота: август 1184,0 мг, март 150 мг.

Отсутствие в воде озера Маузлы (август) нитритов и нитратов и небольшое содержание альбуминоидного аммиака (190 мг на 1 м³)

указывают на интенсивность развития фитопланктона (август 178,105 экз. организмов на 1 м^3) и биологических процессов в целом.

Рассмотрим распределение органического азота в планктоне в отдельности для каждого участка озера.

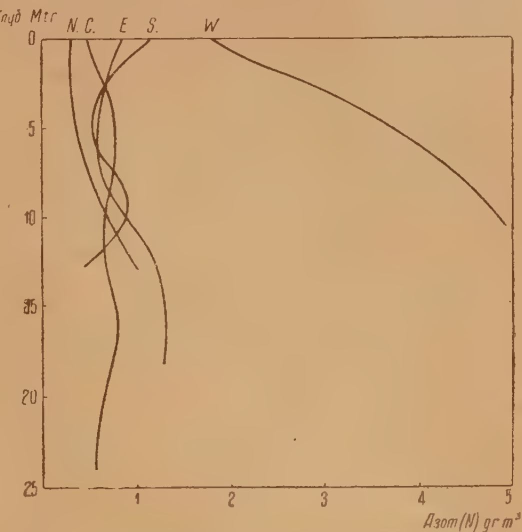


Рис. 2. Озеро Маузлы. Распределение азота в планктоне (август 1934 г.)

Если не считать обособленную кривую распределения органического азота в планктоне у зарослей (западный берег станции № 3), то колебание азота по глубинам имеет место в пределах от 280 до 1 500 мг на 1 м^3. Такое колебание азота по глубинам является естественным, поскольку процессы усвоения азота в связи с фотосинтезом у различных водорослей протекают по-разному. В этих колебаниях существенную роль играет ветер, который может вызывать сгон воды и изменять вертикальное распределение планктона, а также и физико-химический режим среды (температура, O_2, Co_2 и электропроводность). Этим и объясняется неравномерное колебание азота по глубинам. Особенно это колебание является значительным у южного и северного берегов. Кривая распределения азота у зарослей (западный берег станции № 3), как указывалось выше, имеет совершенно иной вид и характер. Bice (1916), изучая соотношение между высшей водной растительностью в озере Винона и азотом, констатировал увеличение азота в воде озера в течение зимы и ранней весны вследствие накопления азота, получающегося в результате гниения растений. Сходную картину распределения азота у зарослей мы наблюдали в озере Маузлы. Бактериальные процессы, которые происходят при гниении растений, и в связи с этим накопление детрита значительно повышают количество азота в планктоне у зарослей. Количество азота увеличивается в 7—8 раз по сравнению с количеством азота в других участках озера.

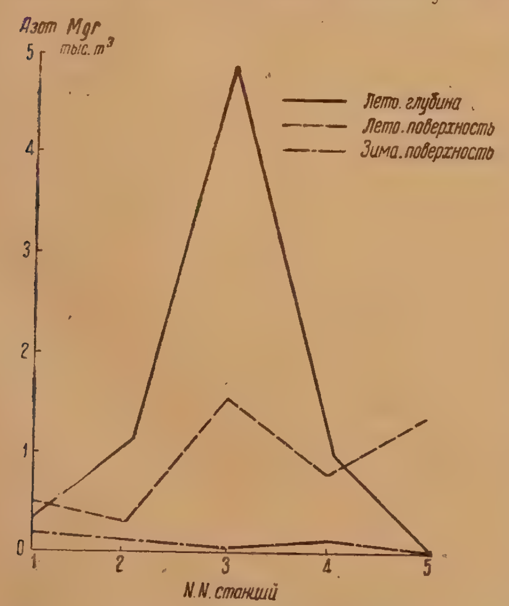


Рис. 3. Озеро Маузлы. Распределение азота в планктоне [зима (март) 1933, лето (август) 1934]

Летнее содержание азота в планктоне во много раз превышает зимнее.

Увеличение содержания азота в планктоне у зарослей указывает, с одной стороны, на истощение азота в толще воды озера вследст-

вие развития фитопланктона, с другой стороны, происходит интенсивное обогащение азотом ила на дне озера.

График показывает количественное соотношение азота для зимы и лета. Вершины кривых отражают количество азота в планктоне у зарослей.

Если сопоставить количественный подсчет планктона с количеством азота, мы не получим прямой зависимости распределения органического азота от количества планктона, так как здесь на первый план выступает качественный состав планктона, от которого зависит резкое различие в содержании азота.

Таблица 2.

Организмы	Колич. экз. на 1 м³ 10^5	% экз.	Азот в мг на 1 м³	Колич. экз. на 1 м³ 10^5	% экз.	Азот в мг на 1 м³	Колич. экз. на 1 м³ 10^5	% экз.	Азот в мг на 1 м³
Диатомовые	16,40	62,10	312,82	22,8	67,00	121,56	38,30	69,00	147,46
Синезеленые . . . . . (Microcystis)	10,10	37,90	1087,90	11,8	33,00	583,44	15,70	31,00	657,54
	26,50	100,00	1400,00	34,60	100,00	715,00	54,00	100,00	805,00

Из литературы известно, что синезеленые водоросли по содержанию азота занимают первое место среди остальных водорослей Microcystis от 6,32 до 9,27%; диатомовые—около 3,5%.

Органическое вещество (в том числе и азот) играет большую роль в озерных отложениях. Достаточно указать на тот факт, что растительный планктон озера Маузлы спродуцировал 643,75 тонны сырого белка за лето и 81,25 тонны зимой (количество сырого белка приблизительно в 6,25 раз больше количества органического азота).

Это количество сырого белка, спродуцированного растительным планктоном, всегда надо иметь в виду при изучении круговорота биогенных элементов в водоеме.

Анализ исследования органического азота в планктоне озера Маузлы дает возможность сделать некоторые выводы.

1. Сгон воды ветром вызывает неравномерное распределение органического азота в планктоне по глубинам.

2. Количество азота в „мембранном“ планктоне колеблется от 280 до 1 500 мг на 1 м³ летом и от 56 до 238 мг зимой и зависит от качественного состава фитопланктона.

3. Наибольшее количество азота в планктоне наблюдается у зарослей за счет отмирания высшей водной растительности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Birge E. and Juday C., The Inland Lakes of Wisconsin. The plankton, its quantity and chemical composition. Wisconsin Geol. Nat. Hist.-Surv., Bull. 64, Sci. Ser. No. 13, 1922.—2. Domogolla B., Juday B., Petersen W., The forms of nitrogen found in certain lake waters. The Journ. of biological Chem., 63, 1925.—3. Domogolla B., Fred E., Ammonia and nitrate studies of lakes near Medison. The Journ. of the American Soc. of Agronomy, 18, 1926.—4. Domogolla B., Fred E., Petersen W., Seasonal variations in the ammonia and nitrate content of lake waters of the Amer. Worus Associat., 5, 1926.—5. Муравейский С. Д. и Понизовская В., Динамика азота в Магнитогорском водохранилище, Микробиологич. журнал. т. V, в. 3, 1936.—6. Озеров С., К вопросу о химическом определении продуктив-

ности озер, Труды Научного института рыбного хозяйства, 1, 1924.—7. Bice T., A study of the Relations between Plant Growth and Combiner Nitrogen in Winona Lake. Prac. of the Indiana Academy of Science, 1916.—8. Petersen W., Fred E., Domogolla B., The oceurtuel of amino acids and of her organic nitrogen compounds in lake water. Journ. of Biolog. Chemistry, 63, 1925.—9. Fred E., Wilson, Dovenport, The distribution and significance of bacteria in lake Mendota. Ecology, 5, 1924.

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF NITROGEN CIRCULATION IN THE PLANKTON OF LAKES

by S. K. Osipoff

Summary

The aim of the present work was to solve the following problems:

1. To find out the dependence of nitrogen distribution on the rate of development and on the special composition of the plankton.

2. To indicate the cause and character of nitrogen fluctuations in the plankton according to depth.

3. To determine the influence of higher aquatic vegetation of nitrogen distribution in the plankton near weeds.

Collections of the «membranic» plankton, obtained in winter of 1933 and in summer of 1934 from the lake Mauzly, served as material for the present work.

The lake Mauzly is situated in the Ural, forty kilometers west from Magnitogorsk. (Area—7.9 sq. km., volume 87. 01 mill. c. m., maximum depth—26 m.).

It is necessary to point out a considerable nitrogen fluctuation (from 280 to 1500 mgr. per cubic meter) which may be explained as due to a diverse capacity of nitrogen assimilation by phyto-plankton during the process of photosynthesis as well as by the important rôle played therein by the wind mixing up the water and leading to the accumulation of the plankton.

The investigations, carried out by the author, did not show any direct dependence of the organic nitrogen distribution on the quantity of the plankton. As seen from table 2, the nitrogen content in the plankton depends upon the qualitative (special) composition of the latter.

The summer nitrogen content of the plankton is many times as high as that observed in winter. The data obtained on the organic nitrogen in the plankton of the lake Mauzly give much higher values per cubic meter, than for the lake Mendota. If for the latter the organic nitrogen maximum of the plankton occurs in April and October and the minimum in July, the maximum of the organic nitrogen in the plankton of the lake Mauzly was observed by the author in August and the minimum in March.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 2

ЗАМЕТКИ ПО ИЗМЕНЧИВОСТИ ОСЕТРОВЫХ ACIPENSERIDAE СРЕДНЕЙ АЗИИ

Г. В. Никольский

Из Зоологического музея Московского государственного университета

Для разрешения ряда рыбохозяйственных проблем все чаще сейчас требуется точное знание систематического положения того или иного объекта промыслового использования—знание его отношения к близким формам из других водоемов и т. д. Такие проблемы, как проблема акклиматизации, в первую очередь сталкиваются с необходимостью точного знания систематического положения акклиматизируемого объекта. Недооценка этого момента являлась часто причиной неудачи акклиматизационных мероприятий, стоивших больших денег. Выявление же систематического положения той или иной группы организмов не может быть достаточно точно произведено без знания так называемой морфометрической характеристики популяции.

В настоящей заметке приводятся данные по морфометрии Acipenser nudiventris Lov. из Аральского моря, к сожалению, собранные на сравнительно незначительном материале, но отсутствие данных по этому виду и большая нужда в них, особенно в связи с разрешением ряда вопросов паразитологии, побудили меня к опубликованию имевшихся материалов.

Наш материал состоит из 19 экземпляров молодых особей от 5 до 35 см длины, 21 экземпляра взрослых особей от 40 до 150 см (длина всюду у этого вида измерялась до конца средних лучей хвостового плавника) и 15 взрослых особей, у которых определены только счетные—меристические признаки.

Ниже нами приводятся ряды распределения и основные элементы вариационных рядов для взрослых особей. Наш материал располагается по длине в следующий ряд.

Длина тела (length of body) Acipenser nudiventris

ст.	40—50	50—60	60—70	70—80	80—90	90—100	100—110	110—120	120—130	130—140	140—150	M ± m	σ	n
Число экз. Number of specimens	1	—	—	1	4	1	3	9	1	—	1	101,5±4,7	20,8	21

Длина головы составляет в процентах от длины тела

%	19—20	20—21	21—22	22—23	23—24	24—25	M ± m	σ	n
Число экз. Number of spec.	1	—	11	5	3	1	22,02±0,2	1,1	21

Шип наряду с русским осетром является одним из наиболее короткоголовых представителей семейства осетровых.

Длина рыла Length of snout

(в процентах длины головы; in % to the length of head)

		M ± m	σ	n
%	36—37—38—39—40—41—42—43—44—45			
Число экз. Number of specimens.	3 3 4 1 1 3 1 2 2	39,9±0,6	2,7	20

Расстояние от конца рыла до корня усиков
Length from tipe of snout to the base of barbels

		M ± m	σ	n
%	21—22—23—24—25—26—27—28—29—30—31			
Число экз. Number of specimens.	1 — 2 4 1 4 3 1 2 1	26,2±0,5	2,3	19

Шип характеризуется коротким рылом, меньшим, чем заглазничное расстояние.

Заглазничное расстояние
Length of postorbital space

		M ± m	σ	n
%	50—51—52—53—54—55—56—57—58—59—60—61			
Число экз. Number of spec.	1 4 — 3 2 1 1 2 2 1 2	55,2±0,7	3,2	19

Большая изменчивость этого признака идет главным образом за счет вариации участка от рта до жаберных щелей, ибо, как видно из приводимого ниже вариационного ряда, часть головы от корня усиков до рта обладает очень незначительным размахом изменчивости.

Расстояние от корня усиков до рта
Length from base of barbels to the mouth

		M ± m	σ	n
%	18—19—20—21—22—23			
Число экз. Number of specimens.	3 2 9 3 2	20,4±0,3	1,2	19

Диаметр глаза составляет у взрослых особей, как видно из приводимого ниже ряда, от 3 до 9%.

Диаметр глаза
Diameter of eye

		M ± m	σ	n
%	3—4—5—6—7—8—9			
Число экз. Number of specimens.	1 3 6 6 2 2	6,0±0,3	1,3	20

Переходим теперь к рассмотрению пластических признаков тела взрослых особей Acipenser nudiventris Lov. Сильная сдвинутость назад, как и у других осетровых, спинного и анального плавников вызывает, естественно, увеличение антедорсального и антеанального расстояния. В приведенной ниже табличке нами сведены основные показатели по признакам тела взрослых особей.

Сравнение наших данных по счетным признакам с данными, приводимыми Л. С. Бергом[1], показывает по всем признакам очень близкую картину. Лишь по числу лучей в спинном и анальном плавниках и по числу жучек признаки по нашим материалам показывают несколько бо̀льшую амплитуду изменчивости. Для числа боковых жучек Л. С. Берг отмечает как редкость 49 шт. Что же касается числа жаберных тычинок, то их Л. С. Берг указывает до 42, нами же более 36 не наблюдалось.

---

[1] Берг Л. С., Рыбы и фауна России, т. I, 1911, и Рыбы пресн. вод СССР, т. I, 1932.

Таблица 1. Признаки тела Acipenser nudiventris Lov. в процентах от длины тела
Table 1. Characters of the body of the Acipenser nudiventris Lov. in % to the length of body

Признаки Characters	M ± m	σ	Число экз. Number of specimens	Мин. в %	Max. в %
Антедорсальное расстояние Antedorsal distance	74,4±0,5	2,1	20	71	80
Антеанальное расстояние Anteanal distance	79,9±0,5	2,0	20	75	86
Пектовентральное расстояние Pectoventral distance	40,6±0,3	1,2	20	38	43
Антевентральное расстояние Anteventral distance	63,5±0,2	1,0	20	61	66
Длина грудного плавника Length of pectoral fin	15,5±0,3	1,5	21	12	20
Длина брюшного плавника Length of ventral fin	9,7±0,2	1,0	19	7	13
Наибольшая высота тела Greatest depth of body	12,3±0,4	1,7	15	9	16
Наименьшая высота тела Depth of caudal peduncle	3,6±0,1	0,4	20	2	5
Длина хвостового стебля Length of cadual peduncle	10,9±0,2	0,7	20	9	13
Число жаберных тычинок на 1 дуге Number of gill reckers of first arch	30,3±0,7	2,9	20	24	36
Число спинных жучек Number of scuta dorsalis	13,8±0,2	1,3	35	11	16
Число боковых жучек Number of scuta lateralis	63,1±0,8	4,8	36	52	72
Число брюшных жучек Number of scuta ventralis	13,8—0,2	1,0	34	12	17
Число лучей в D Number of rays in Dorsal	50,3±0,5	3,2	35	45	57
Число лучей в A Number of rays in Anal	29,4±0,5	3,1	36	23	37

Перейдем теперь к обзору постларвальных возрастных изменений у аральского шипа. Как видно из табл. 2, почти все из приведенных 10 признаков показывают очень сильные возрастные изменения. Лишь расстояние между корнем усиков и передним краем рта из признаков головы и наименьшая высота тела из признаков туловища не показывают возрастных изменений. Маленький шип (рис. 1 и 2)

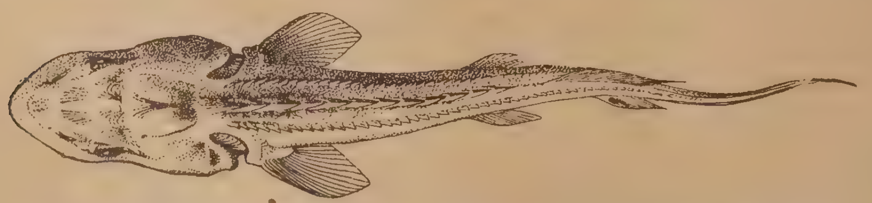


Рис. 1. Молодой экземпляр Acipenser nudiventris Lov. из дельты Сыр-Дарьи добыт 5.VI.1935 г., вид сверху

весьма существенно отличается от взрослых особей. С возрастом у представителей этого вида относительно уменьшается голова, укорачиваются грудные плавники, укорачивается хвостовой стебель и уменьшается высота тела. Особенно сильные изменения происходят среди

отдельных признаков головы. Относительное укорочение головы с возрастом идет исключительно за счет передней — ростральной части. Заглазничное расстояние с возрастом, наоборот, довольно значительно увеличивается: с 44% длины головы у рыбы от 0 до 20 см



Рис. 2. То же, вид сбоку

длины до 59% у рыб от 120 до 160 см. Интересно, что средняя часть головы (расстояние от корня усиков до хрящевого свода рта) не претерпевает у Acipenser nudiventris возрастных изменений. Таким образом, общее уменьшение головы идет за счет самой передней

Таблица 2. Изменения признаков у Acipenser nudiventris Lov. с ростом рыбы
Table 2. Change of caracters in Acipenser nudiventris Lov. with the growth of the fish

Длина тела до конца средних лучей хвостовых плавников . . . . . . Length of body in cm.	0 — 20	— 40	— 60	— 80	— 100	— 120	— 160
Число экземпляров . . . . Number of specimens	5	14	1	1	5	11	2
Длина головы (в % от l) . . . . . Length of head	28,4	24,2	24,4	21,9	21,9	21,9	21,3
Заглазничное расстояние (в % от C) Postorbital distance	44,7	43,5	—	51,1	53,0	55,1	59,8
Длина рыла . . . . Length of snout	44,4	49,5	47,5	44,8	40,5	39,3	37,5
Расстояние от конца рыла . . . . . From tipe of snout to the mouth	54,3	—	56,1	54,5	50,6	47,0	45,5
Расстояние от средних усиков до твердого неба . . . . From base of barbels to mouth	21,5	21,3	20,0	20,8	21,1	19,5	20.5
Диаметр глаза . . . . Diameter of eye	9,5	7,8	6,67	8,19	6,1	5,9	4,75
Расстояние от конца рыла до свода рта From tipe of snout to mouth	49,9	—	54,2	50,6	47,5	44,8	43,0
Расстояние от конца рыла до основания усиков . . . . From tipe of snout to base of barbels	32,5	35,7	34,7	30,3	26,9	25,7	24,2
Длина грудного плавника (в % от l). Length of pectoral fin.	20,8	—	19,8	16,7	17,1	14.8	13,5
Длина хвостового стебля . . . . Length of caudal peduncle	11,7	—	11,9	11,5	11,6	10,7	—
Наибольшая высота тела . . . . . . Greatest depth of body	15,8	—	13,4	13,7	13,5	11,2	—

части до корня усиков. Средняя часть остается неизменной, а задняя — оперкулярная — часть головы увеличивается. Подобные же возрастные изменения головы, повидимому, свойственны многим представителям рода Acipenser. У изученного мной сибирского осетра Acipenser baeri Brandt [1] возрастные изменения пластических признаков головы сходны с таковыми у шипа. Интересно, что у самых маленьких экземпляров шипа рыло несколько меньше, чем у рыбок, — 10—20 см. Соответственно заглазничное расстояние несколько больше.

[1] Никольский Г. В., Материалы по систематике сибирского осетра Acipenser baeri Brandt., печат. в трудах Арктического института.

Это же явление, т. е. некоторое относительное увеличение длины рыла от самых маленьких экземпляров к более крупным, намечается и у Acipenser baeri. У этого вида максимальную величину индекса рыла имеют рыбки от 20 до 30 см.

Сравнение материалов по возрастной изменчивости шипа с материалами по возрастным изменениям у представителя другого средне-



Рис. 3. Молодой экземпляр Pseudoscaphirhynchus hermanni Kessl. из дельты Аму-Дарьи добыт 15.VIII.1936 г., вид сверху

азиатского рода осетровых, именно малого аму-дарьинского лопатоноса Pseudoscaphirhynchus hermanni (Kessl), материалы по молоди которого нам удалось собрать в дельте Аму-Дарьи в протоке Талдык в августе 1936 г. (рис. 3 и 4), показывает, что из четырех приве-

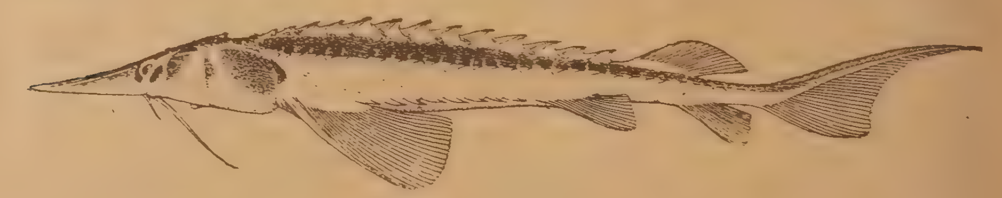


Рис. 4. То же, вид сбоку

денных в таблице признаков у этого вида два, именно диаметр глаза и длина грудного плавника, претерпевают такие же возрастные изменения, что у шипа и сибирского осетра. Изменения же в соотношении отдельных частей головы, которые происходят с ростом рыбы, у Pseudoscaphirhynchus hermanni несколько отличны от того, что наблюдается у двух исследованных представителей рода Acipenser.

Изменение признаков у Pseudoscaphirhynchus hermanni с ростом рыбы
Change of characters in Pseudoscaphirhynchus hermanni with the growth of the fish

Длина тела Length of body	6 —	8 —	10 —	12 —	14 —	16 —	18 — 20
Число экземпляров Number of spec.	2	2	2	4	3	1	1
Длина головы (в % от l) Length of head	34,4	36,7	36,9	37,3	42,8	42,5	41,2
Длина рыла (в % от C) Length of snout	20,3	22,0	23,2	25,0	31,7	29,0	31,0
Ширина головы Width of head	16,9	17,3	16,8	15,2	14,3	15,4	14,5
Диаметр глаза Diameter of eye	1,8	1,5	1,7	1,3	0,8	0,7	—
Длина грудного плавника (в % от l) Length of pectoral fin.	18,6	18,9	19,2	17,0	14,9	14,8	12,9

Наиболее характерны изменения ростральной части головы. Как известно, у рецентных хрящевых ганойдов рыло играет значитель-

ную роль как при питании, так, может быть, и при плавании, поэтому естественно, что у представителей этого отряда оно подвержено значительным адаптивным изменениям. Исходя из этого, можно предполагать, что разница в изменчивости рыла связана с приспособлением к тому или иному образу жизни. Известно[1], что, например, у Polyodon spathula (Walb) рыло играет как бы роль сквера трала, содействуя попаданию пищи в рот особей этого вида. У двух аму-дарьинских видов лопатоносов, резко различающихся как величиной рыла, так и ходом возрастной изменчивости этого признака, наблюдаются существенные различия в пище: в то время как большой лопатонос является хищником, поедающим главным образом мелкую рыбу[2], малый лопатонос питается водными беспозвоночными. Способ задерживания на быстром течении Аму-Дарьи у обоих этих видов, видимо, также различен. В то время как у большого лопатоноса для этой цели служат шипики, расположенные на брюшной стороне плечевого пояса, и, вероятно, крючки, находящиеся на конце рыла и над глазами, малый лопатонс, видимо, прикрепляется ко дну, пользуясь своеобразно устроенными грудными плавниками, как присоской. Его способ прикрепления к грунту близок к способу прикрепления некоторых сомиков из семейства Sisoridae. Все вышеизложенное делает весьма вероятным то, что пути эволюции ростральной части головы у этих двух видов шли различно.

Наиболее проста возрастная изменчивость ростральной части головы у большого лопатоноса. У этого вида длина рыла с возрастом не изменяется; у рыбок от 5 до 49 см относительная величина рыла примерно одинакова. Наблюдается лишь несколько большее развитие с возрастом шипов как на конце рыла, так и над глазами. Значительно более сложные возрастные изменения происходят в передней части головы у малого лопатоноса. Как было отмечено Б. С. Матвеевым[3], у малого аму-дарьинского лопатоноса с возрастом для всех имевшихся в распоряжении этого автора экземпляров наблюдается относительное увеличение рыла с размерами рыбы. Мной исследованы рыбы от 6 до 19 см длины. Как видно из приводимой кривой, у рыб до 16 см наблюдается относительное увеличение длины рыла, и лишь с 16 см намечается некоторое, правда, очень незначительное уменьшение.

К сожалению, редкость этого вида и отсутствие достаточного коллекционного материала не позволяют сейчас окончательно ответить на вопрос, что подмеченное нами относительное уменьшение рыла у крупных особей Pseudoscaphirhynchus hermanni есть ли случайность, зависящая от недостатка материала, или закономерное явление. Отлично от видов Pseudoscaphirhynchus идет изменчивость ростральной части у двух исследованных представителей рода Acipenser: у Acipenser baeri (рис. 5, C) и Acipenser nudiventris (рис. 5, D). У этих видов так же, как и у рассмотренного нами выше малого лопатоноса, сначала наблюдается некоторое относительное увеличение ростральной части головы, но в отличие от последнего это увеличение скоро прекращается и начинается относительное уменьшение, длящееся до конца жизни особи. Характер кривых изменчи-

---

[1] Tompson D. H., Relative growth in Polyodon. Nat. Hist. Survey State of Illinois. Biol. Notes, No. 2, Urbana, 1934.

[2] Никольский Г. В., Рыбы Таджикистана, печ. в трудах Тадж. Базы Акад. наук.

[3] Матвеев Б. С., Доклад, читанный 14.II.1933 г. на коллоквиуме Лабор. эволюционной морфологии Акад. наук.

A Pseudoscaphirhynchus kaufmanni

B Pseudoscaphirhynchus hermanni (Kessl)

C Acipenser baeri Brandt

D Acipenser nudiventris Lov

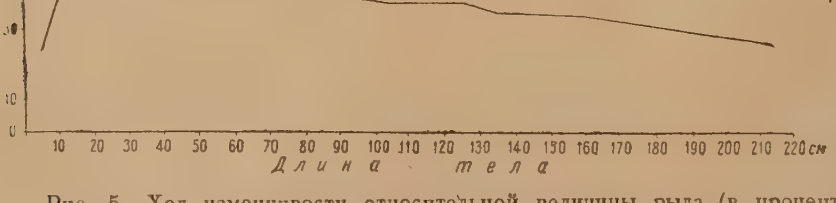


Рис. 5. Ход изменчивости относительной величины рыла (в процентах длины тела) у различных представителей Hondrostei по оси абсцисс — длина рыбы, по оси ординат—индекс длины рыла.

A — Pseudoscaphirhyncus kaufmanni (Bogd), B—Pseudoscaphirhynchus hermanni (Kessl), C — Acipenser baeri Brandt., D – Acipenser nudiventris Lov., E — Polyodon spathula (Walb.)

вости у обоих видов Acipenser очень сходен, разница заключается лишь в положении места перегиба и в крутизне кривой.

Постларвальная возрастная изменчивость представителей другого семейства Hendrostei—Polyodontidae изучена лишь для американского представителя Polyodon spathula (Walb.) Thompson, данными которого мы и воспользовались для построения кривой.

Как видно из приведенного графика (рис. 5, Е), характер кривой изменчивости рыла у Polyodon spathula приближается к тому, что наблюдается у рода Acipenser, т. е. сначала имеет место подъем, очень быстро переходящий в постепенное падение, длящееся, видимо, до конца жизни особи. Более резкий подъем кривой у мелких экземпляров объясняется, видимо, с одной стороны, относительно большей величиной рыла, а с другой—тем, что Thompson имел в своем распоряжении очень маленькие экземпляры—от 17 мм длины.

Выводы

Кратко резюмируя вышеизложенное, можно отметить, что изучение морфологических изменений, происходящих в соотношении отдельных частей головы рецентных хрящевых ганоидов, позволяет установить три типа возрастных изменений. Первый тип мы наблюдаем у Pseudoscaphirhynchus kaufmanni (Bogd). У этого вида не происходит постларвальных изменений в соотношении отдельных частей головы. Второй тип изменений наблюдается у Pseudoscaphirhynchus hermanni (Kessl). У этого вида происходит с ростом постепенное увеличение ростральной части и лишь у самых крупных особей наблюдается относительное уменьшение рыла. К третьему типу относятся изменения, происходящие из исследованных нами у Acipenser baeri Br., Acipenser nudiventris Lov. и Polyodon spathula (Walb).

У этих видов относительная длина рыла сначала несколько увеличивается, но очень скоро происходит перелом и начинается относительное уменьшение.

Судить в настоящее время о том, какой тип рыла является наиболее примитивным, так сказать, исходным, из которого затем путем эволюции выработались другие типы, окончательно не представляется возможным. Как мне любезно указал проф. Б. С. Матвеев, молодь севрюги имеет рыло, если можно так сказать, селяхоидного типа, ближе всего приближающееся к типу рыла Pseudoscaphirhynchus kaufmanni. Молодые осетрики, шипы и даже малый аму-дарьинский лопатонос также имеют рыло, напоминающее по форме рыло большого лопатоноса. К сожалению, представители вымерших родов в семействе Acipenseridae не известны. Среди Polyodontidae известен один ископаемый представитель Crossopholis magnicaudatus, описанный Cope в 1883 г. из эоцена штата Виоминг и характеризующийся более коротким рылом, чем рецентные Polyodontidae. Этот факт также косвенно указывает на то, что и в семействе Polyodontidae, так же как и у Acipenseridae, эволюция шла сначала в сторону удлинения рыла. Некоторое же последующее укорочение у ряда форм является уже результатом адаптации к тем или иным условиям. У Pseudoscaphirhynchus же kaufmanni адаптивные изменения шли по линии выработки шипов и т. д., примитивный же тип рыла сохранился неизмененным.

A NOTE ON THE VARIABILITY OF THE STURGEONS (ACIPENSERIDAE) OF MIDDLE ASIA

by G. W. Nikolsky

Zoological Museum, University of Moscow

In his article, the author gives a morphological characteristic of adult specimens of Acipenser nudiventris Lov. from the Aral Sea. The data are represented either in the form of frequency distributions or summarized on table 1.

A study of the age changes in the Aral sturgeon has shown (see table 2) that the relative size head of the caudal peduncle, the pectoral fin and the depth of body decrease with age. The greatest age changes take place in the relative size of different parts of the head. The relative size of the rostral part decreases: the middle part, from the base of the barbels to the mouth remains unchanged; the posterior part of the head increases with age. A comparison with the age changes of another species of the family of Acipenseridae from the waters of Middle Asia,—Pseudoscaphirhynchus hermanni, shows that the age changes of head proportions differ from those which have been observed among species of the g. Acipenser.

The age changes in head proportion of living chondrostei may be classified into three types. To the first group belongs Pseudoscaphirhynchus kaufmanni (see fig. A) which does not show any changes of the relative snout length with age. This probably is the most primitive type.

To the second group belongs the Pseudoscaphirhynchus hermanni (fig. B) whose relative size of the snout increases with age, while only the largest specimens manifest a relative decrease of this character.

The changes of the third type are observed in Acipenser [Acipenser baeri, Acipenser nudiventris (figs. C a. D)] and in Polyodon spathula (fig. E). The relative size of the snout of these species increases at first somewhat, but afterwards they show again decrease of this index which seems to continue to the end of the life.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 2

МОРФОЛОГИЯ И ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ РОСТ ШЕЛКООТДЕЛИТЕЛЬНОЙ ЖЕЛЕЗЫ ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА

(Antheraea pernyi)

А. М. Ишмаев (Шелкостанция, Уфа)

Опыты Уфимской шелководной станции и опорного пункта в г. Нухе, проведенные в течение ряда последних лет, убеждают в том, что дубовый шелкопряд вполне пригоден для разведения в ряде областей Союза. В связи с тем, что дубовый шелкопряд дает ценное сырье для изготовления чесучи, можно думать, что разведение его примет в ближайшее время промышленные размеры. Между тем наши знания по естественной истории дубового шелкопряда несоизмеримо меньше, чем знания, относящиеся к тутовому шелкопряду. Так как шелкоотделительная железа является органом, определяющим хозяйственную ценность данного животного, мы решили в первую очередь обратить внимание на ее изучение. Ниже приводятся результаты наших исследований по двум разделам, а именно по топографической анатомии железы и по ее росту. Вопрос о гистологическом строении и выделении шелка нами также изучен и будет изложен в особой статье.

Материал и метод

Исходным материалом для работы послужили живые коконы дубового шелкопряда, полученные с Башкирской зональной станции северного шелководства (пятивозрастная раса).

Осенью 1934 г. в шелководческой лаборатории Ташкентского сельскохозяйственного института была проведена первая выкормка нескольких десятков гусениц. Из этой выкормки осталось до весны 1935 г. всего 18 коконов, от которых была получена грена и впоследствии гусеницы.

Весной 1935 г. была проведена вторая выкормка в количестве 400 червей, что ни в какой мере не могло обеспечить проведение опыта в количественном отношении. В связи с этим мы были вынуждены проводить весеннюю выкормку в целях разведения, а проведение опыта перенести на летнюю выкормку.

Летние условия выкормки резко отличаются от весенних: по температуре, влажности воздуха и также тем, что летний лист значительно грубее весеннего и, вероятно, питательность листа летом ниже, чем весной. Повидимому, эти причины повлияли на качество нашего материала в сторону ухудшения.

Топографическая анатомия шелкоотделительной железы

Шелкоотделительный аппарат дубового шелкопряда подобно железам других шелкопрядов делится на железистые и выводные части.

Выводная часть состоит из короткого непарного и длинного парного выводных протоков. Парный выводной проток, называемый передним отделом железы, представляет собой тонкую цилиндрическую трубку, начинающуюся от непарного выводного протока, которая, увеличиваясь в диаметре в первом брюшном сегменте, образует начало среднего отдела.

Железистая часть представлена средним и задним отделами, которые отличаются друг от друга физиологической деятельностью.

Средний отдел представляет собой трубку, уменьшающуюся к концу в диаметре. Этот отдел начинается от I брюшного сегмента и кончается расширением на границы III—IV брюшных сегментов. Расположение заднего отдела находится в зависимости от возраста шелкопряда: в младших возрастах он простирается от расширения (граница III—IV брюшных сегментов) до середины VI брюшного сегмента, а перед завивкой располагается между II и VIII брюшными сегментами.

Передний отдел шелкоотделительной железы начинается с конца короткого непарного выводного протока, немного отступя от непарного выводного протока в него впадают железы Лионке.

Парный выводной проток в своей передней части снабжен трахеями примерно в первой его трети.

Парный выводной проток, выходя из области головы по обеим сторонам нервных узлов над субвентральной линией, образует изгибы: в I грудном сегменте—3, во II—1 и в III—1.

В первом брюшном сегменте, поворачиваясь в сторону надбазальной линии, изгибается еще раз и образует неполный шестой изгиб.

После этого передний отдел, внезапно увеличиваясь в диаметре в два раза, образует начало среднего отдела, который окружен жировым телом только с латеральной стороны и в связи с этим прижат к кишечнику.

Средний отдел проходит между третьим и четвертым узлами трахей в средней части II брюшного сигмента в сторону дорсальной линии.

В середине II брюшного сегмента средний отдел достигает до субдорсальной линии верхними концами петель и до субстигмальной линии—нижними концами их, после чего петли становятся более правильными, но уменьшаются в длине и в диаметре. К концу IV брюшного сегмента диаметр среднего отдела уменьшается примерно на $^1/_3$ по сравнению с передней частью.

Средний отдел на всем протяжении снабжен равномерными и не очень сильно развитыми ветками трахей.

На границе IV и V брюшных сегментов (границе между средним и задним отделами) образуется расширение.

От расширения начинается задний отдел, идущий в направлении к заднему концу тела, который сильно снабжен трахеями по всей длине и также густо окутан жировым телом.

В первом возрасте петли заднего отдела не так глубоки, как в среднем отделе, поэтому они в этом возрасте располагаются между

супрастигмальной и стигмальной линиями, немного переходя за последнюю.

Диаметр железы заднего отдела к концу постепенно уменьшается, в задней части становится даже меньше, чем диаметр переднего отдела.

В области V брюшного сегмента задний отдел изгибается более или менее правильными петлями и в средней части VI брюшного сегмента поворачивает в сторону вентральной линии.

Доходя до области базальной линии, железа оканчивается слепо и там же прикрепляется особыми мышцами, сохраняющимися во всех возрастах. Что касается прикрепления железы вообще, то фиксация ее в определенном положении достигается при помощи трахей, которые снабжают воздухом железу по всей ее длине за исключением $^3/_5$ задней части переднего отдела.

Топография железы второго, третьего, четвертого и начала пятого возрастов отличается от топографии первого возраста тем, что в этих возрастах передний отдел изгибается примерно 7 раз, из них 3 изгиба в области I и II грудных сегментов и 4 изгиба располагаются от середины III грудного сегмента до передней части I брюшного, где, поворачиваясь в сторону, изгибаются последний раз и образуют начало среднего отдела.

Расположение, формы изгибов, уменьшение в диаметре и в длине среднего отдела в этих возрастах почти не отличаются от расположения среднего отдела в первом возрасте. Что касается заднего отдела, то во втором, третьем и в начале четвертого возраста они располагаются примерно одинаково между супрастигмальной и субстигмальной линиями. Характер изгибов во втором и третьем возрасте—более или менее ровный, и петли расположены по всей длине в вертикальной плоскости.

В последующих возрастах задний отдел развивается значительно быстрее, чем средний отдел. Поэтому уже в четвертом возрасте задняя часть заднего отдела с несколькими изгибами переходит за точку прикрепления конца железы и в конце четвертого, в начале пятого возраста несколько петель достигают передней части VII брюшного сегмента.

Расположение шелкоотделительной железы перед завивкой и во время завивки,особенно заднего отдела ее, резко отличается от топографии во всех предыдущих возрастах.

Передний отдел в начале завивки в области I и II грудных сегментов делает 5 изгибов, в передней части III грудного сегмента образует шестой неполный изгиб и проходит без изгибов до конца первого брюшного сегмента, возвращается в переднюю часть первого брюшного сегмента и в области базальной линии образует начало среднего отдела.

Последний располагается между субдорсальной и стигмальной линиями. Петли этого отдела по сравнению с петлями заднего отдела более равны и расположены в основном в вертикальном направлении.

К началу завивки переходная граница среднего отдела в задний отдел располагается на границе III—IV брюшных сегментов (реже в передней части IV брюшного сегмента), где находится уже упомянутое расширение, которое в этот момент становится незаметным ввиду того, что задний отдел к началу завивки сильно увеличивается в диаметре и последний становится больше, чем диаметр расширения.

Линейное и объемное увеличение заднего отдела перед завивкой настолько велико, что та область, в которой располагается этот

отдел до начала пятого возраста, не может вмещать его перед завивкой.

По этой простой причине задний отдел смещается в свободные части полости тела гусеницы. Что касается расположения заднего отдела по длине тела гусеницы, то он начинается с границы III и IV брюшных сегментов и возвращается вперед до II брюшного сегмента, задняя часть с несколькими петлями достигает конца VIII брюшного сегмента.

Само собой разумеется, что от такого расположения петли заднего отдела становятся неправильными, запутанными и в значительной степени меняется тот характер изгибов, который наблюдается в предыдущих возрастах.

Перед завивкой нарушается даже симметрия сторон, которую можно наблюдать на всех отделах в младших возрастах.

Постэмбриональный рост шелкоотделительной железы

Методика сбора материала по росту железы состояла в следующем: измерение длины шелкоотделительной железы и ее отделов в первых четырех возрастах производилось следующим образом: гусеница вскрывалась со спинной стороны в физиологическом растворе—в передней части I грудного сегмента, а задняя часть—в IX брюшном сегменте прикалывалась энтомологической булавкой к ванночке. Затем, захватив голову пинцетом при наблюдении под бинокуляром, удавалось извлечь железу. При этом шелкоотделительная железа не разрывалась или разрывалась редко.

Каждый отдел измерялся при помощи циркуля.

Измерение диаметра производилось при помощи окуляра и объектив-микрометра обычным путем. Ввиду незначительности веса, особенно в первом возрасте, приходилось взвешивать по нескольку желез сразу.

Все извлеченные железы отрывались у самой головы и помещались в сосуд с физиологическим раствором, примерно в числе 14—18. По возможности удалялся физиологический раствор с поверхности железы и они взвешивались в другом заранее взвешенном сосуде с притертой пробкой, причем в комнате, где производилось взвешивание, искусственно достигалась влажность воздуха до 80% для того, чтобы не было потери в весе во время взвешивания.

Железы, извлеченные из тела гусеницы во всех возрастах, включая начало пятого возраста, выделяли через выводной проток легко обнаруживаемую под микроскопом беловатую жидкость в физиологический раствор, что, вероятно, могло несколько сказаться на точности взвешивания.

Перед завивкой шелкоотделительная железа была наполнена готовой густой шелковой массой, и выделение упомянутой жидкости не наблюдалось.

В табл. 1 приведены первичные данные, полученные из 20—24 измерений как длины, так и диаметра шелкоотделительной железы.

Как видно из таблицы, шелкоотделительная железа растет во всех возрастах как в длину, так и в диаметре; уменьшение показателей после завивки в длину и в диаметре, вероятно, происходит за счет сокращения железы после освобождения от наполняющей ее шелковой массы.

Таблица 1. Вес, длина, диаметр отдельных частей шелкоотделительной железы в различные моменты жизни гусеницы. A. pernyi.

Время наблюдения	Длина отделов в мм				Средний вес одной железы	Диаметр отделов в мм					
							средний отдел			Задний отдел	
	передний отдел	средний отдел	задний отдел	общая длина		передний отдел	передняя часть	минимальный диаметр во 2-й половине среднего отдела	начало расширения	передняя часть	задняя часть
Первый возраст . . .	2,57	18,82	5,36	26,75	0,062	0,047	0,094	0,068	0,091	0,049	0,033
Второй возраст . . .	5,71	38,46	10,68	54,85	0,38	0,067	0,157	0,099	0,127	0,079	0,048
Третий возраст .	11,5	49,56	14,45	75,5	0,650	0,083	0,220	0,115	0,148	0,098	0,054
Четвертый возраст .	24,9	84,96	21,38	131,24	1,157	0,091	0,228	0,133	0,170	0,101	0,058
Пятый возраст . . .	46,0	111,43	77,0	234,43	8,590	0,174	0,338	0,171	0,295	0,265	0,205
Перед завивкой .	60,4	182,0	289,0	531,4	496,27	0,264	0,849	0,623	1,352	1,507	1,142
После завивки . .	53,38	169,8	246,4	469,58	84,54	0,286	0,789	0,407	0,607	0,699	0,449

Из табл. 2 видно, что линейное увеличение по возрастам происходит более умеренно, так как вес железы перед завивкой в 8271,1 раз превышает исходный, тогда как длина в это время превышает исходную только в 19,8 раз.

Таблица 2. Рост размеров и веса шелкоотделительной железы гусеницы, отнесенный к характеристикам ее первого возраста

Время наблюдения	Длина всей железы	Вес железы	Вес гусеницы
Первый возраст	1	1	1
Второй возраст	2,05	6,3	5,5
Третий возраст	3,05	10,6	18,7
Четвертый возраст	4,9	19,3	66,9
Пятый возраст	8,7	143,1	324,5
Перед завивкой	19,8	8271,1	1162,9
После завивки	17,1	1409,0	718,1

При сравнении весового увеличения гусеницы с весом шелкоотделительной железы обнаруживается, что гусеница развивается более или менее равномерно до начала четвертого возраста. С четвертого на пятый и с пятого возраста к началу завивки вес гусеницы делает сравнительно небольшие скачки. Совершенно иная картина наблюдается при весовом увеличении шелкоотделительной железы, темп развития которой в первых четырех возрастах далеко отстает от развития гусеницы. С пятого возраста к началу завивки вес железы делает резкий скачок и на много превышает весовое увеличение гусеницы.

В рис. 1 дано графическое изображение роста отделов железы в длину.

Передний и средний отделы растут в длину примерно одинаково и сравнительно медленно в первых четырех возрастах. С четвертого на пятый возраст и к началу завивки рост происходит значительно быстрее. Что касается роста заднего отдела, то последний до четвертого возраста растет еще медленнее, будучи в четвертом даже короче переднего отдела.

С начала пятого возраста к началу завивки рост в длину заднего отдела делает резкий скачок, достигая 53,9—кратного увеличения по сравнению с первым возрастом.

В рис. 2 графически изображены данные, полученные от измерения диаметра железы в разных отделах.

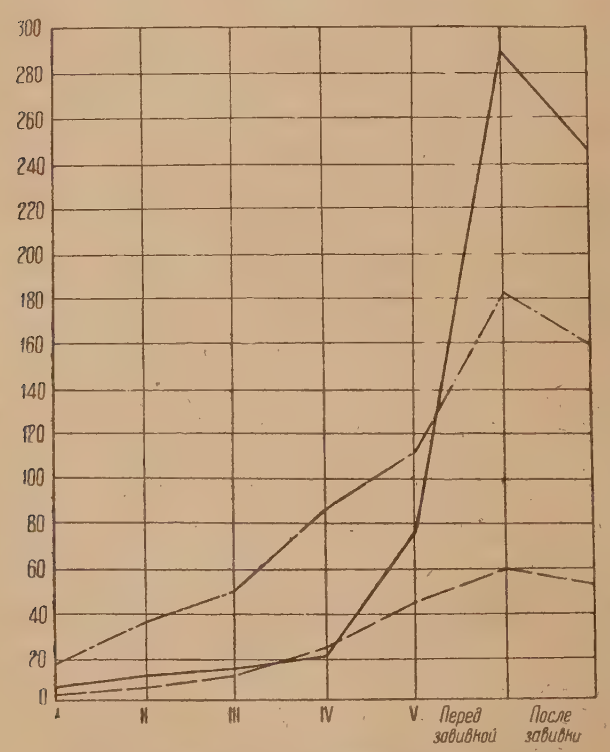


Рис. 1. Кривая роста отделов железы в длину

Для установления пропорциональности роста диаметра производились следующие измерения: в переднем отделе измерялась задняя часть; в среднем отделе производились три измерения: в передней части в наименьшем диаметре (во второй половине среднего отдела) и в начале расширения; и, наконец, задний отдел измерялся в двух точках: в передней части и самом конце. Шелкоотделительная железа увеличивается в диаметре во всех вышеуказанных точках одинаково до начала четвертого возраста, кроме передней части среднего отдела, который до начала третьего возраста растет быстрее, чем другие части. Затем с начала третьего и до начала четвертого возраста последний в диаметре почти не увеличивается, а растет в длину. С начала четвертого возраста шелкоотделительная железа во всех ее частях растет быстрее, чем в предыдущих возрастах. В период пятого возраста рост идет еще более ускоренным темпом, и к началу завивки диаметр заднего отдела становится самым наибольшим, даже превышает диаметр расширения.

Период пятого возраста отличается от остальных тем, что в этот период шелкоотделительная железа делает резкий скачок в отношении роста как в длину, так и в ширину, что вызывается в связи с подготовкой к выделению шелка и что состоит, видимо, как в увеличении размеров клеток железы, так и в объеме полости ее, занятой уже выделившимся секретом.

Выводы

Расположение шелкоотделительной железы и всех ее трех отделов в первых 4 возрастах друг от друга отличается незначи-

тельно. В пятом возрасте и перед завивкой расположение отделов резко отличается от предыдущих возрастов. Задний отдел перед завивкой толще всех отделов и простирается от II брюшного сегмента до конца VIII сегмента. При этом даже теряется симметрия сторон, наблюдающаяся в младших возрастах.

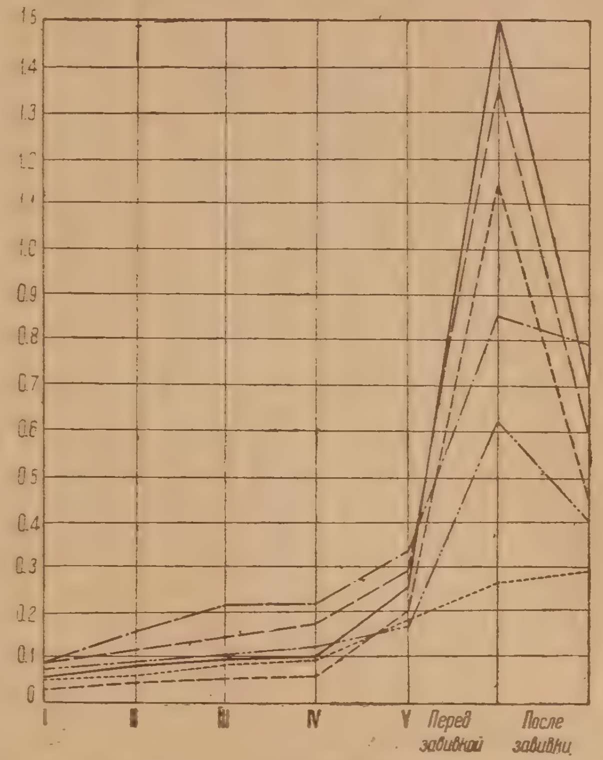


Рис. 2. Кривая роста диаметра различных отделов и частей железы

Средний и задний отделы граничат между собой расширением, легко заметным в младших возрастах, эти отделы у зрелой гусеницы (готовой к завивке) не обладают отчетливой границей.

Шелкоотделительная железа дубового шелкопряда, подобно железам других шелкопрядов, делится на железистые и выводные части. Железистая часть состоит из среднего, выделяющего серицин, и заднего отдела, секретирующего фиброин. Выводная же часть, начинающаяся от шелкоотделительного сосочка, состоит из короткого непарного и сравнительно длинного парного протока. Конец заднего отдела прикрепляется в средней части VI брюшного сегмента особыми мышцами.

Рост шелкоотделительной железы как по длине, так и по диаметру происходит во всех возрастах; при этом коэфициент увеличения диаметра в разных отделах железы оказывается приближенно одинаковым.

ЛИТЕРАТУРА

1. Поярков Э. Ф., Тутовый шелкопряд, т. I, 1929.—2. Михин Б. М., Соловьева Б. С., Природа шелка и механика его выделения, Москва, Центральная шелкстанция. 2, 7.—3. Machida J., On the secretion of the silk substance in the silk worm. Journ. of coll Agric Imp. Univ., Tokyo, 9, 119.—4. Холодковский Н. А., Энтомология, Гиз.

THE MORPHOLOGY AND POSTEMBRYONIC GROWTH OF THE SILK-SECRETING GLAND OF ANTHEREA PERNYI

by A. M. Ishmaev

Summary

The location of the silk-secreting gland and of all its three sections does not show any considerable difference during the first four instars. In the fifth instar as well as before spinning, the location of the sections is sharply distinguishable from previous instars. The posterior section is thicker before spinning than all others, extending from the second abdominal segment as far the eighth one. In this case even the symmetry of sides, observed in earlier instars, disappears. The middle and posterior sections are separated from each other by a widening, easilly observable in earlier instars, but in a mature caterpillar (ready for spinning) no distinct delimitation is to be noted.

The silk-secreting gland of Antherea pernyi like those of other silkworms is divided into glandular and excretory parts. The former is composed of a middle serecin secreting section and of a posterior one, secreting fibrin. As to the latter, beginning from the third silk-secreting papilla, it is formed of a short single duct and of a comparatively long paired one. The end of the posterior section is attached in the middle-part of the sixth abdominal segment by means of special muscles.

The growth of the silk-secreting gland both in length and diameter takes place during all instars; at the same time the coefficent of the diameter increase in different sections of the gland is found to be approximately equal.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 2

ИЗУЧЕНИЕ ЛЕТАЛЬНЫХ МУТАЦИЙ В ЛЕВОМ КОНЦЕ ПОЛОВОЙ ХРОМОСОМЫ У DROSOPHILA MELANOGASTER

С. И. Алиханян

Из лаборатории генетики Института зоологии МГУ (зав.—акад. Серебровский А. С.)

1. ВВЕДЕНИЕ

Выяснение природы мутаций является одной из наиболее интересных глав теоретической генетики.

В этой связи представляет большой интерес изучение летальных мутаций у Drosophila melanogaster, индуцируемых X-лучами.

Интерес этот на наш взгляд усиливается с возможностью изучить мутационный процесс на ограниченном участке хромосомы. Преимущество такого ограничения, по нашему мнению, определяется следующими четырьмя моментами.

Во-первых, наличие в распоряжении современной генетики прекрасной методики изучения хромосом слюнных желез D. melanogaster делает возможным изучить хромосомный механизм искусственно получаемых мутаций, выяснить связь летальных и видимых мутаций с различного рода хромосомными перестройками. Изучение связи летальных мутаций с перестройками внутри ограниченного участка хромосомы отличается тем преимуществом по сравнению с таким изучением, проводимым по всей хромосоме, что, с одной стороны, делает возможным концентрировать внимание исследователя на мельчайших изменениях хромосомы в смысле выяснения роли дисковых перестроек при возникновении мутаций, с другой стороны, облегчает локализацию летальной мутации в случае наличия хромосомных аберраций типа больших транслокаций, инверсий и др.

Во-вторых, изучение мутационного процесса в ограниченном участке X-хромосомы даст возможность решить вопрос о равномер-

ном или неравномерном распределении мутаций по всей хромосоме. Интерес разрешения этого вопроса не нуждается в расшифровке.

В-третьих, имея данные о локализации леталей, можно будет показать их распределение по дискам. Выяснение вопроса о том, равномерно ли распределены летали в нашем участке или нет, даст возможность решить проблему взаимоотношения генов и дисков путем выяснения вопроса о том, имеется ли какая-либо корреляция между толщиной диска и количеством локализованных в этом районе леталей.

В-четвертых, несомненно, что, избрав для изучения летальных мутаций ограниченный кусок хромосомы, мы тем самым делаем возможным изучение одного из интереснейших вопросов мутационного процесса, вопроса о так называемом „исчерпании" данного участка. Что мы понимаем под „исчерпанием"? A priori мы допускаем, что каждый участок хромосомы содержит определенное количество генов. Ставя вопрос об „исчерпании", мы тем самым мыслим себе получить такой экспериментальный материал, который позволил бы сделать вывод, что в основном все гены данного участка мутировали.

Наиболее полное выявление всей мутационной способности анализируемого участка может приблизить нас к выяснению числа генов в изучаемом отрезке X-хромосомы.

Этими четырьмя моментами на наш взгляд определяется основной интерес изучения мутационного процесса в ограниченном участке хромосомы.

Наконец, получив предварительный материал до „исчерпания" всего анализируемого участка, имея данные о повторном мутировании одного и того же локуса, можно будет попытаться пролить свет на вопрос о числе генов в изучаемом районе. Имеющийся цитологический материал дал бы нам также возможность еще больше уточнить наши данные по количеству генов.

Таким образом, мы можем в дальнейшем использовать эти данные для более точного решения вопроса об общем количестве генов в изучаемом участке хромосомы, а, следовательно, и всей хромосомы, путем наиболее полного „исчерпания" мутационных возможностей данного района.

Каким же образом мы предполагали решить вопрос об „исчерпании" определенного участка хромосомы? Идея относительно проста: летальные мутации, получаемые в этом районе при помощи X-лучей, должны сохраняться до тех пор, пока каждая вновь проявляемая мутация будет оказываться лишь повторением уже ранее полученной. Тогда у нас будет уверенность, что в основном все локусы данного района, способные дать летали, мутировали.

Для этой цели была избрана половая хромосома. Участок на ней мы ограничили очень маленьким размером (около 0,3± морганиды), избрав для этого район yellow-scute-rst как наиболее изученный отрезок X-хромосомы в генетическом и цитологическом отношении (методом Пайнтера).

Прежде чем приступить к изложению экспериментального материала, рассмотрим литературу, посвященную вопросу выяснения природы летальных мутаций.

Выяснению природы летальных мутаций посвящен ряд работ.

Первую работу в этом направлении сделал Бриджес (1917). Автор нашел нехватку в X-хромосоме, охватывающую район генов forcd-Bar. Нехватка вызывала летальное действие у самцов и у гомозиготных самок. Следующая нехватка, так называемая Vermilion-deficiency, описана также Бриджесом (1922). Эта нехватка охватывает несколько генетических единиц и также летальна.

Случай Notch-deficiency описан О. Mohr (1923). Эта нехватка также летальна у самцов и выживает у самок лишь в гетерозиготной структуре. Нехватка эта включает участок чуть ниже левого конца X-хромосомы — локусы white (1,5), facet (2,7), Abnor-

mal-abdomen (±4,5). Следовательно, эта нехватка включает не меньше 4 генетических единиц X-хромосомы.

Позднее Паттерсон (1932) показал, что нехватка малой величины также летальна у самцов. Паттерсон получил 214 летальных и стерильных мутаций. Из проанализированных 16 леталей 11 случаев показывали нехватки по одному локусу, а 5 по двум и более локусам.

Демерек (1934) показал, что из полученных им 18 нехваток только 7 были связаны с летальным эффектом, тогда как 11 нехваток не обнаруживали летального действия. Эти 11 случаев автором интерпретировались как потери одного локуса. В более поздней работе (1935) Демерек и Маргарет Гувер, допуская, что каждый диск в хромосоме слюнной железы соответствует одному локусу-гену, показали нехватку в 4 диска у левого конца X-хромосомы, несмотря на полную жизнеспособность самцов и самок с этой нехваткой. В этой же работе автор продемонстрировал две летали, которые цитологически оказались нехватками; одна восьми, другая десяти дисков.

Сахаров (1935) пытался выяснить связь летальных мутаций с хромосомными аберрациями. Для этого изучались летали, получаемые при помощи X-лучей. Из 27 летальных рецессивных, сцепленных с полом мутаций, 21 случай оказался связанным с хромосомными аберрациями.

На связь мутаций с хромосомными аберрациями указал Меллер (1935a). Этот же автор показал, что случай sc^{19} является вставкой участка, содержавшего гены y, ac, sc и еще одну рецессивную леталь, из левого конца X-хромосомы во II хромосому. В другой работе (1935b) этот же автор показал жизнеспособную нехватку по генам y, ac, с фенотипическим проявлением у особей, несущих данный дефишенс. Серьезным, однако, возражением остается пока еще возражение, выдвинутое самим автором и сводящееся к тому, что линия sc^8, в которой получена эта двугенная нехватка, может содержать в правом конце дупликацию по одному из этих генов.

Со всей очевидностью видно, что летальная мутация есть не что иное, как крайнее проявление мутации. Поэтому мы без ущерба для проблемы „исчерпания" участка вместо „видимых" мутаций используем в наших вычислениях летальные мутации. Наконец, тот факт, что природа летальных и видимых мутаций во многих случаях оказывается аналогичной, дает еще большую уверенность в том, что, учитывая летальные мутации, мы тем самым учитываем все типы генов, хотя и при нашей методике не исключена была возможность отбора и „видимых" мутаций.

2. ПОЛУЧЕНИЕ ЛЕТАЛЬНЫХ МУТАЦИЙ И МУТАЦИЙ, ВЫЗЫВАЮЩИХ СТЕРИЛЬНОСТЬ

Для получения летальных мутаций в половой хромосоме Drosophila melanogaster нами была использована следующая схема скрещиваний:

yvfB × Y D215 (1)

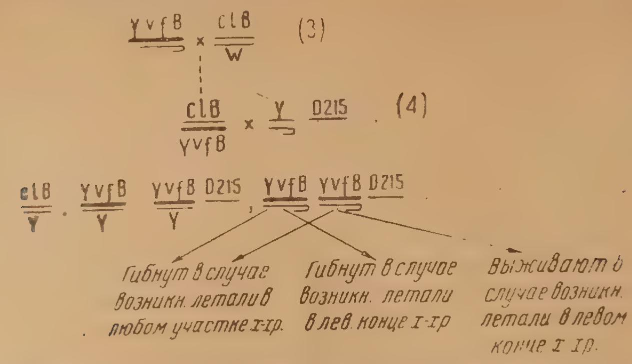
yvfB D215 × Y (2)

yvfB ; yvfB D215 ; Y ; Y D215

В случае возникн летали гибнут

В случае возникновения летальной мутации в результате скрещивания (2) в пробирке не вылуплялось желтых самцов, иначе говоря, самцы без делеций не выживали, что указывало на то, что леталь возникла в участке, прикрываемом нашей делецией. При помощи этой методики было получено 5 летальных мутаций, после чего мы несколько видоизменили ее, так как она не давала возможности параллельно учитывать летали, возникавшие по всей длине X-хромосомы. Для того чтобы можно было при получении леталей в левом конце X-хромосомы учитывать также летали, возникающие по всей длине хромосомы, мы использовали другую схему скрещиваний. Рентгенизован-

ных самцов мы скрещивали с самками ClB, после чего уже вводили делецию в придачу к рентгенизованной хромосоме



По этой методике в F_2 было просмотрено 4616 хромосом при дозах 3 500, 4 000 и 5 000 r и получено 18 леталей в левом конце и 473 летали по всей X-хромосоме.

Следовательно, всего в пределах 0,3 ± морганиды на 5 120 хромосом было получено 22 летальные мутации [1].

Отбираемые летали нумеровались в порядке их получения, как-то: l_1, l_2, l_3 и т. д., и в дальнейшем сохранялись в линии со сцепленными X-хромосомами.

Из 23 мутаций 20 леталей были полными леталями, т. е. при скрещивании

$$\underline{l\,yvfB}\ D215 \times \widehat{yy}$$

давали только 3 класса мух: серых самцов и самок желтых и серых. Три летали давали желтых самцов в очень ограниченном количестве, однако все они были обычно плохо жизнеспособны, очень легко гибли в корму и фенотипически отличались от серых самцов. Желтые самки l_9 и l_{19} имели измененные крылья, доходившие от легкой гофрированности до полной их смятости.

l_4 давала желтых самцов с ненормальным жилкованием и пузырями на крыльях типа ballon, напоминая собой описанную и ныне утерянную мутацию spoon (Бриджес, 1916).

Наряду с летальными мутациями, нами случайно в серии по получению леталей была получена мутация, вызывающая стерильность у самцов и обозначаемая условно l_{23}: принятая за леталь ввиду позднего вылупления желтых самцов l_{23} в результате дальнейших экспериментов была идентифицирована как стерильная мутация.

Эта случайно полученная стерильная мутация навела на мысль, наряду с летальными мутациями, поставить специальный эксперимент по получению стерильных мутаций.

Методика получения стерильных мутаций была следующая:

$$\underline{yvfB} \times \frac{yClB}{yw}$$

$$\frac{yvfB}{yClB} \times \underline{y}\ D215$$

Из F_2 самцов yvfB и yvfB D 215 по 6 самцов и по 6 самок в каждой пробирке скрещивались в двух отдельных пробирках. Одна пробирка с серыми самцами и другая с желтыми. На 7-й день пробирка с серыми самцами и пробирка с желтыми самцами просматривались. В случае возникновения стерильной мутации, естественно, ожидалось, что в пробирке с желтыми самцами не должно было быть личинок и куколок, а в пробирке с серыми самцами мы должны были бы иметь нормальную картину, так как в данном случае возникшая стериль оказалась бы покрытой нормальным аллелем, локализованным в D 215.

С этой целью было проанализировано 442 облученных X-лучами хромосом (доза 5 000 r). В результате ни одной стерильной мутации в левом конце половой хромосомы не было получено.

Незначительное количество хромосом не дает нам каких-либо оснований, чтобы сделать вывод о частоте возникновения стерильных мутаций.

---

[1] Леталь № 21 (l_{21}) была получена от рентгенизации не y, fB, хромосомы, а y^2.

В заключение этой главы остановимся на кратком описании D 215, которая используется нами для ловли леталей. Данная делеция была представлена мне М. Е. Нейгаузом, за это и за ряд товарищеских советов выражаю ему свою благодарность.

D 215 возникла под влиянием. Х-лучей. Правый разрыв в ней прошел левее гена bobbed, а левым облом — между kurtz и roughest. Следовательно, генетический размер левого конца делеций равнялся 0,2± или 0,3± морганиды. Использованная нами методика обеспечивала сохранение леталей, возникающих исключительно в левом конце, ограниченном размером D 215.

3. ОПЫТЫ ПО УСТАНОВЛЕНИЮ АЛЛЕЛОМОРФНОСТИ ЛЕТАЛЕЙ

Следующий момент, интересующий нас, относился к вопросу выяснения количества локусов, затронутых нашими 23 мутациями.

Иначе говоря, мы хотели выяснить, повторяют ли последующие летали ранее возникшие или каждая леталь имела самостоятельный локус: если мутация оказалась бы типа трансгенации, то другая гомологичная мутация, находясь в том же локусе, должна была бы показывать картину аллеломорфности. Если мутация оказалась бы следствием нехватки, то все другие мутации типа ли нехватки или трансгенации, у которых оказался бы затронутым тот же район, также показали бы аллеломорфное отношение. Таким образом, экспериментом по установлению аллеломорфных групп мы смогли бы все наши летали разбить на группы аллеломорфных мутаций и тем самым выяснить количество локусов, затронутых данными 23 леталями. Для этой цели был поставлен следующий эксперимент:

$$(5)\quad \underline{l_1yvfB}\ \underline{D215} \times \frac{YClB}{Yw}$$

$$(6)\quad \frac{l_1yvfB}{YClB} \times \underline{l_2yvfB}\ \underline{D215}$$

В случае отсутствия самок, несущих в одной хромосоме одну леталь, а в другой—другую, данные две летали отмечались бы как аллеломорфные. Данные по скрещиванию 23 мутаций друг с другом приведены в табл. 1.

Таблица 1

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	19	20	21	22	23
1		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
2	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
3	—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—
7	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—
8	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—
9	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—		—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
13	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—		—	—	+	—	—	—	—	—	—
14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	+	—	—	—	—	—	—
15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		+	—	—	—	—	—	—
16	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+		—	—	—	—	—
19	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—		—	—	—	—
20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—		—	—	—
21	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—		—	—
22	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—		—
23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	
24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—

В табл. 1 по вертикали и по горизонтали в одинаковой последовательности расположены 23 летали. В клетке, где встречаются две летали, знаком минус и плюс отмечается результат скрещивания этих леталей друг с другом. Если летали оказывались аллеломорфными, то в клетке ставился знак плюса, если же летали оказывались не аллеломорфными, то это отмечалось знаком минус. Например, l_7 и l_{13} показывали идентичность, вследствие чего в их клетке поставлен знак плюс.

Из табл. 1 видно, что из 23 мутаций 9 леталей распределяются в 5 разных групп, тогда как остальные 14 леталей не показывают между собой явления аллеломорфизма.

Из этого материала мы можем сделать вывод, что полученные нами 23 летали затрагивают 18 локусов.

4. ЛОКАЛИЗАЦИЯ ЛЕТАЛЬНЫХ МУТАЦИЙ ПРИ ПОМОЩИ ДЕЛЕЦИИ

Для того чтобы выяснить последовательное расположение летальных мутаций в анализируемом участке, мы предприняли следующий эксперимент: 13 делеций разной величины мы вводили в компаунд с нашими леталями. Этим путем мы мыслили локализовать наши летали и определить более точно места разрывов в левом конце делеций. С этой целью нами были использованы 13 делеций, Генетически делеции представляют собой остатки X-хромосомы, у которой выпала вся средняя часть от района sc до bb. С некоторой точностью размер левого конца можно определить с помощью генов, имеющихся в левом конце половой хромосомы.

Из использованных нами 13 делеций ни одна не покрывала гена prune. Следовательно, левый разрыв прошел где-то левее этого гена. Для более точного определения размера делеций были использованы гены y, ac, sc и rst.

В табл. 2 приведены генетические данные о размере 13 делеций.

Таблица 2

№ делеции	yellow	ac	sc	rst
1	+	—	—	—
2	+	+	+	—
3	+	+	+	+
4	+	+	—	—
5	+	—	—	—
6	+	+	—	—
7	+	+	+	—
8	+	+	—	—
9	+	+	+	—
10	+	+	+	—
12	+	+	—	—
13	+	—	—	—
14	+	—	—	—

Знаком плюс отмечены те гены, которые прикрывались данной делецией, а знаком минус—случаи, когда тот или иной ген оказывался не покрытым делецией.

По этой таблице уже можно сделать некоторые выводы о длине делеций. Делеции 1, 5 13 и 14 не покрывают генов ac и sc. Следовательно, это самые маленькие делеции, у которых левый разрыв прошел где-то между y и ac. Далее идет другая группа более длинных делеций, покрывающих y и ac, но не покрывающих гена

sc, делеции 6, 4, 12 и 8. За этой группой следуют делеции более длинные, покрывающие ген sc—D_2, D_{10}, D_7, D_9. Наконец, идет наиболее длинная из этой группы делеций, делеция № 3, покрывающая и ген rst.

Выяснив при помощи „видимых“ мутаций размеры делеций, мы приступили к введению их к нашим леталям. И в этом случае, как и в случае D 215, если бы делеция не покрывала летали, иначе говоря, если бы скрещиваемая самка имела в половой хромосоме леталь правее левого облома вводимой к ней делеции, то все самцы, несущие данную делецию и X-хромосому, не выживали.

С этой целью была применена следующая схема скрещивания:

$$(7) \quad \underline{lyvfB} \times \frac{YclB}{yw}$$

$$(8) \quad \frac{yclB}{lyvfB} \times \underline{y}\ D_{1-13}$$

Результаты скрещивания 13 делеций с нашими леталями сведены в табл. 3.

Таблица 3

D \ l	1	2	3	4	5	6	7	8	11	13	14	15	17	19	22
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	—	+	+	—
3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—!	—	+	+	+
4	—	—	—!	—	—	—	—	—!	—	—	—	—	—	—	—
5	—!	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	—!	+	—	+	—!	—	+	+	—	+	—	—	+	+	—!
7	—	—!	—!	—	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	+
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	—	+	—	—	—	+	+	—!	—	+	—	—	+	+	+
10	—	+	+	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	+	—!
12	—	+	—!	+	—	+	+	+	—!	+	—	—	+	+	+
13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

В этой таблице отсутствуют данные по l_9, l_{10}, l_{12}, l_{16}, l_{21}, так как самки $\frac{l_9yvfB}{yclB}$ и $\frac{l_{12}yvfB}{yclB}$ плохо жизнеспособны и получение от них потомства чрезвычайно затруднено. Самки же $\frac{l_{10}yvfB}{yclB}$ и $\frac{l_{10}yvfB}{yclB}$ совсем не выживают.

Данное поведение l_9, l_{12} и l_{10} является объектом нашего исследования в отдельной работе. Поведение летали 16 рассматривается в отдельной главе.

В табл. 3 знаками плюс отмечены делеции, покрывающие данную леталь, знаком минус—случаи, когда делеция не покрывала летали. В некоторых клетках рядом со знаком минус имеется восклицательный знак. Это относится к случаям, где на общее количество самок (от 100 до 200) вылуплялся 1 самец

$$\underline{lyvfB}\ D_{1-13}$$

Таким образом, на основании данных табл. 4 можно говорить о той последовательности, с какой располагаются летали в нашем районе.

Какой можно сделать вывод на основании этих данных?

Первый вывод касается локализации летальных мутаций, о чем более подробно мы будем говорить ниже. Тут же мы отмечаем, что на основании табл. 3 можно говорить, что почти каждая леталь ведет себя самостоятельно и, как мне кажется, находится в особом локусе. В этом нетрудно убедиться, если подсчитать, какое количество леталей покрывает каждая делеция (табл. 4).

Таблица 4

D / l	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	13	14
l — количество леталей, покрываемых той или иной делецией	0	6	13	0	0	7	4	0	7	7	9	0	0

Отсюда можно сделать второй вывод, что все делеции имеют разные длины, несмотря на то, что некоторые из них покрывают одинаковые „видимые“ гены (табл. 5).

Таблица 5

D	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	l_6	l_7	l_8	l_{11}	l_{13}	l_{14}	l_{15}	l_{17}	l_{19}	l_{22}
D — количество делеций, покрывающих данную леталь . . .	1	6	2	3	1	4	7	5	2	6	0	0	6	6	

Лучшей иллюстрацией этого служит сравнение D_6, D_8 и D_4. Тогда как все они покрывают ген y и ac, по отношению же к нашим леталям ведут себя более диференцировано. Например, D_4 ни одной летали не покрывает, а D_6 покрывает почти половину леталей, а D_8—всего одну леталь.

На основе этих данных можно предположить, что, с одной стороны, каждая леталь расположена в отдельном локусе, и, с другой стороны, что каждая делеция имеет свою определенную длину, отличную от длины другой делеции, кроме делеций 1, 4, 5, 13 и 14, которые не покрывают ни одной летали и о длинах которых на основе данных только скрещивания с леталями судить нельзя.

5. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛЕТАЛЬНЫХ МУТАЦИЙ И ДЕЛЕЦИЙ

Работы Пайнтера (1933), Бриджеса и др. по составлению цитологической карты хромосом слюнных желез явились новой вехой в уточнении генетических карт хромосом Drosophila.

Авторы, используя маленькие, порядка 2—3—4 дисков, нехватки по отдельным генам, определяли местонахождение этой нехватки в хромосоме цитологически, путем обнаружения в их месте маленьких петель. В основу наших цитологических исследований легли летальные мутации, полученные в нашем эксперименте.

Так как предметом нашего исследования является левый конец X-хромосомы, то, прежде чем приступить к цитологическому анализу наших леталей и делеций, мы вкратце приведем описание левого конца X-хромосомы, видной в ядрах клеток слюнных желез.

По Бриджесу, левый конец характерен маленьким вздутием—наличием так называемого бульбуса. Наличие такого бульбуса мы находим и в карте X-хромосомы, составленной Пайнтером (1934) и более подробное описание его в работе Оффермана (1935).

Просмотрев около 2000 левых концов X-хромосомы Drosophila melanogaster, мы лишь в 2 случаях заметили в генетически нормальной хромосоме отсутствие бульбуса при одновременном наличии тех дисков, которые рисует Бриджес в бульбусе (рис. 1).

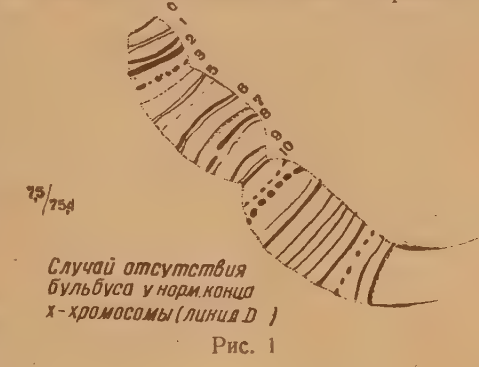


Рис. 1

Для сравнения нашей картины левого конца половой хромосомы с картой этого же участка Бриджеса, мы приводим рисунок левого конца половой хромосомы слюнной железы по Бриджесу (рис. 2).

Обычно рисуемые Бриджесом полосы в бульбусе нами не наблюдались (более подробный анализ бульбуса мы даем в специальной главе). Относительно количества полос в левом конце X-хромосомы в литературе существует большой разнобой. По Бриджесу, до бульбуса их 29, по Демереку (1936) их 32.

Элленгорн, Прокофьева и Меллер (1935) насчитывают их всего 10 + нулевой, т. е. 11 дисков. Я в своей работе максимальное количество дисков до бульбуса насчитывал до 18. Нужно, однако, заметить, что при обычной технике освещения левый конец выглядит несколько схематически. Количество дисков в таком случае бывает 10 полос + так называемый нулевой—самый терминальный. Такое же количество дисков в нашем участке мы находим в рисунках, приводимых в работах Меллера и Прокофьевой (1934).

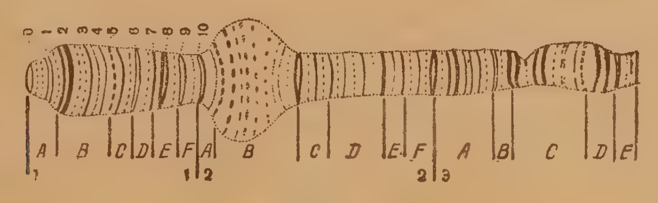


Рис. 2

Для облегчения наших дальнейших рассуждений мы берем ту нумерацию дисков, которую установил Меллер, с той лишь разницей, что диференцируем II диск на IIa и IIb. Для более точного сравнения наших 12 дисков с дисками Бриджеса мы приводим следующую сравнительную таблицу.

Наша нумерация	Нумерация Бриджеса
0	IAI,2
I	IA5,6
IIa	IA7,B1
IIb	IB2
III	IB4,5
IV	IB7
V	ICI,2
VI	IДI,2
VII	IД4
VIII	IEI,2
IX	IFI,2
X	2AI,2

Прежде чем приступить к цитологическому анализу леталей, мы провели цитологический анализ D 215, при помощи которой улавливались летали. В оогониальных клетках (рис. 3) делеция 215 вдвое больше IV хромосомы и свободна.

Более подробный анализ D 215 мы провели изучением ее в ядрах клеток слюнных желез. D 215 в ядре клетки слюнных желез обычно лежит свободно между хромосомами, или плотно примкнув к хромоцентру правой частью (там, где предполагается инертный район) и всегда со свободным левым концом. Иногда можно разглядеть участок bobbed и инертную часть X-хромосомы, выделяющуюся из общей массы хромоцентра (рис. 4).

D 215 является левым терминальным концом X-хромосомы, включающим также и бульбус. Особо наглядно это видно на рис. 5, ab, где в D 215 присутствуют все 12 дисков и весь бульбус. По нумерации Бриджеса участок первый и до 2B5,6 или 7.



Рис. 3 Рис. 4

Перейдем к цитологическому описанию полученных нами в опыте леталей. Для удобства сравнения летальной хромосомы с нормальной мы изготовляли препараты из личинок самок, которые имели одну хромосому с летальной мутацией, а другую нормальную. Так как силы конъюгации в ядрах слюнных желез очень велики, то всякая ненормальность в последовательном распределении дисков должна была бы нарушить обычный строй дисков в диплоидной структуре. В случае больших инверсий и транслокаций видны обычные классические фигуры петель и колец, характерные для этих гетерозиготных структур, в случае маленьких нехваток—маленькие петли, в случае терминальных отрывов гаплоидное состояние по этому участку. Нам пришлось также встретиться с цитологически очень незначительными нехватками порядка 1—2—3 дисков. И в этих случаях мы обычно обнаруживали асимметрию в расположении дисков. Заметив в левом конце половой хромосомы самок какую-нибудь ненормальность, мы для проверки рассматривали левый конец половой хромосомы самца с тем, чтобы проверить ту картину, которую фиксировали в хромосоме самки.

Из 22 леталей у 12 не было обнаружено каких-либо видимых изменений в дисках. Левые концы половых хромосом l_1, l_2, l_3, l_4, l_5,

l_{11}, l_{12}, l_{13}, l_{17}, l_{19}, l_{20} и l_{22} как у самок, так и самцов были совершенно нормальными. И лишь у 10 деталей—l_6, l_7, l_8, l_9, l_{10}, l_{14}, l_{16}, l_{21}— и стерили l_{23} были зафиксированы хромосомные аберрации.

При просмотре левых концов X-хромосомы самки l_{14} заметно было утоньшение половины второго диска (рис. 6, a, b). Было предпо-

Рис. 5 *a* и *b*

Рис. 6 *a*, *b*, *c* и *d*

ложено, что имеет место нехватка части II диска. При просмотре самцов это предположение было подтверждено (рис. 6, c) тем, что обычно вдвое шире первого диска второй диск в данном случае оказался одной толщины с первым диском. Следовательно, тут мы



Рис. 7 *a*, *b* и *c*

имеем нехватку части второго диска, а именно IIa, а не IIb, или по нумерации Бриджеса IA7BI, на ряде препаратов заметна была нехватка правой части первого диска. Очевидно, разрывы в этом случае прошли в двух местах: вдоль первого диска и вдоль второго.

Леталь 8 при просмотре самок показывала следующую картину. Была заметна нехватка и лишь после (рис. 7, a, b) проверки на

препаратах хромосом самцов была зафиксирована нехватка пятого диска (рис. 7, с). По нумерации Бриджеса это район IC1,2.

Более интересен случай с леталью 21. При просмотре самок наблюдается резкая заостренность терминального конца, образующего порой вид маленькой чашечки (рис. 8, а) или одной ступеньки (рис. 8, b). Следовательно, тут имелась нехватка нулевого и части первого диска. При просмотре самцов это предположение подтвердилось (рис. 8, с). Левый конец начинался прямо со второго



Рис. 8 *a*, *b*, *c* и *d*

диска. Для решения вопроса о том, имеем ли мы тут терминальный отрыв полностью или сохранение какого-нибудь элемента крайней точки, нами более подробно стали изучаться левые концы Х-хромосомы самцов. В результате внимательного просмотра на ряде препаратов нетрудно было увидеть наличие на левом конце маленького темного пятна, принятого нами за часть нулевого диска (рис. 8, d).

По нумерации Бриджеса тут имеется нехватка по дискам IA2, 3, 4, 5 и 6.

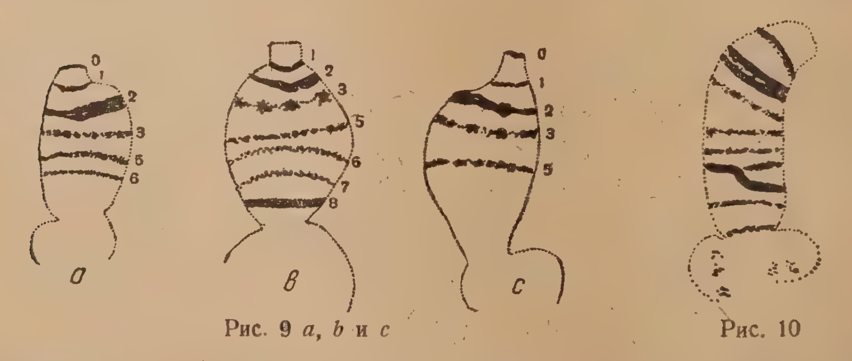


Рис. 9 *a*, *b* и *c*

Рис. 10

Леталь 10 показывает нехватку первого и части второго диска (рис. 9, а, b, с).

Хромосомы самок по своей конфигурации напоминают хромосомы самок l_{21}. По нумерации Бриджеса l_{10} является нехваткой по IA234567BI.

Леталь 6 показывает нехватку по седьмому диску, т. е. I3IEI (рис. 10).

Более сложную картину представляет леталь 9. При просмотре препаратов хромосом самки наблюдалось, что концы их не конъюгируют. Помимо этого, между вторым диском и до места слияния с нормальной хромосомой всегда виднелось непонятное темное пятно (рис. 11, а).

Возникло предположение о наличии инверсии, приводящей к нарушению конъюгации в этом районе. Предполагаемая инверсия в такой мере нарушала конъюгацию, что иногда встречались ядра с расщепленными X-хромосомами от нулевого диска до 6—7—8 дисков. На рис. 11, b можно видеть картину несконъюгированного левого конца X-хромосом. Рис. 11, c и d демонстрируют в отдельности несконъюгировавшиеся концы хромосомы, приведенные на рис. 11, b. Итак, наличие инверсии оказывалось несомненным: для установления границ инверсии необходимо было просмотреть препараты хромосом самцов. Рис. 11, e наглядно демонстрирует эту картину. На этом рисунке, во-первых, можно увидеть сильное утолщение нулевого диска с темным пятном в середине. Указанное пятно характерно для всех

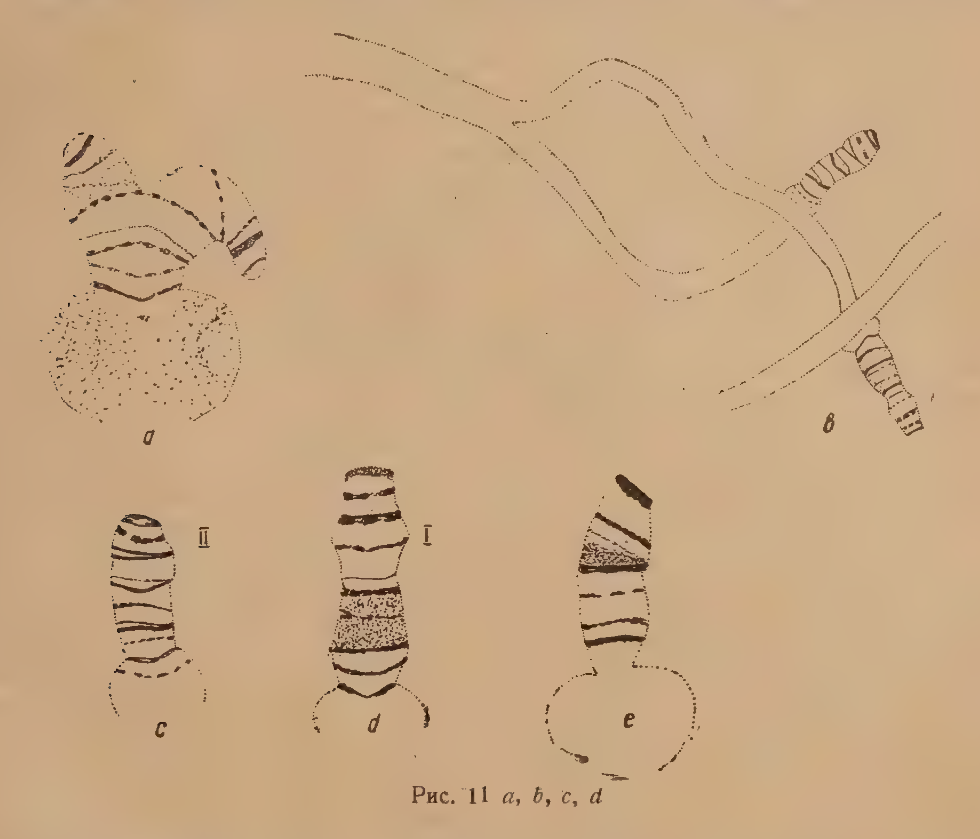


Рис. 11 *a*, *b*, *c*, *d*

концов X-хромосомы l_9. Его можно увидеть и на рис. 11, d, и на рис. 11, a. Что же мы тут имеем инверсию, нехватку, дупликацию, транслокацию или и то, и другое, и третье,—решить на основании имевшихся в нашем распоряжении препаратов трудно.

При просмотре l_7 мы встретились с картиной обычной взаимной транслокации. На рис. 12, a приведена схема данной транслокации. Как видно и на рис. 12, b, c, разрыв в левом конце X-хромосомы прошел между вторым и третьим диском или иначе в участке IB3—IB4. Оторвавшийся фрагмент половой хромосомы прикрепился к правому концу III хромосомы, у которой правый конец оказался тоже оборванным, пересевшим на левый конец X-хромосомы.

Не менее интересен случай l_{23}. Тут мы имеем большую инверсию, где левый разрыв прошел между 7-м и 8-м диском, т. е. в участке IEI—IE2, а правый разрыв—за локусом Bar.

Как было выше отмечено, во всей группе леталей l_{23} стоит особняком, являясь стерильной мутацией. Цитологически же из 23 мутаций эта стериль была единственной, показывающей большую инверсию. Чтобы сделать вывод относительно связи большой инверсии со стерильностью, материал недостаточен, но все же достоин того, чтобы быть отмеченным (рис. 13a и 13b).

Случаи с l_{15} и l_{16} ввиду их особого как генетического, так и цитологического интереса мы выносим в особые главы.

Подводя итоги этой части цитологического анализа, мы видим, что почти 50% леталей являются типичными хромосомными аберрациями, в пределах обнаружимого, тогда как во всех остальных леталях при очень тщательном просмотре препаратов не удалось обнаружить каких-либо заметных хромосомных перестроек.

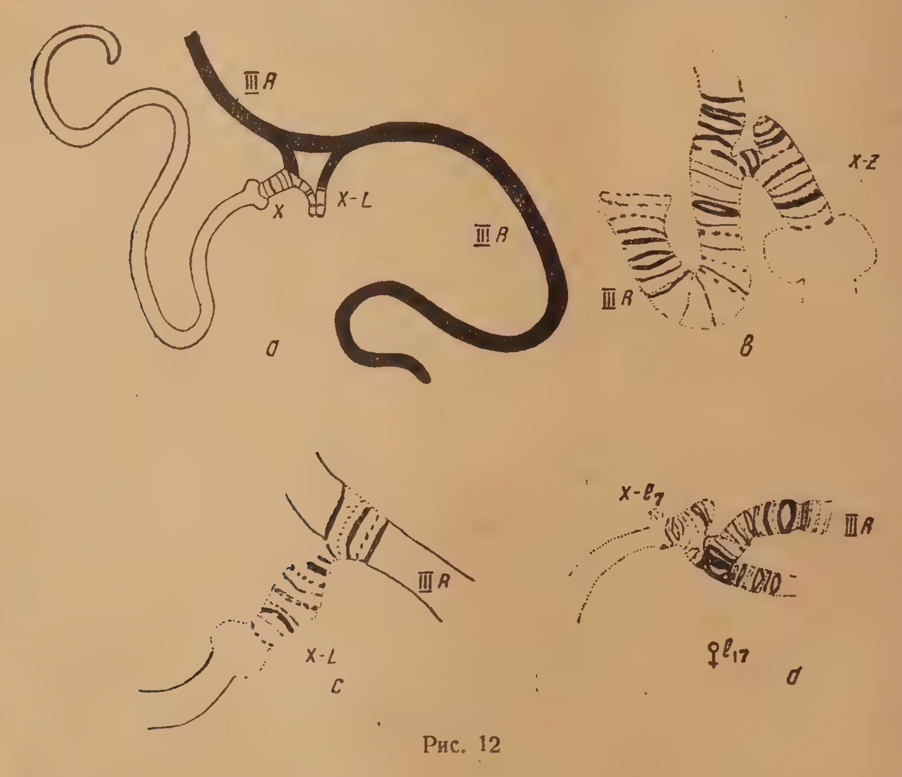


Рис. 12

Перейдем к цитологическому анализу 13 делеций. Как и в случае D 215, эти делеции в огромном большинстве случаев в ядрах расположены самостоятельно, чаще связаны своим правым концом с хромоцентром. Делеции, сохранившие 6—7 и более дисков левого конца, обычно имеют формулу левого конца нормальной X-хромосомы. Более короткие делеции, как, например, делеции, имеющие всего 2—3 терминальных диска, теряют свою форму. Хромонемы обычно находятся не в тесном соприкосновении, и поэтому чрезвычайно трудно найти в ядре такую делецию. В силу этого явления поиски делеции в ядрах клеток слюнных желез чрезвычайно затруднены. Не случайно поэтому, что из 13 делеций мы смогли найти только наиболее крупные делеции, как-то: D 3, D 10, D 2, D 9, и только после исключительно долгих просмотров смогли найти D 5 и D 8 из числа наиболее коротких делеций. Делеции 1, 6, 7, 12, 13 и 14, несмотря на тщательные просмотры препаратов, не были найдены. Наконец,

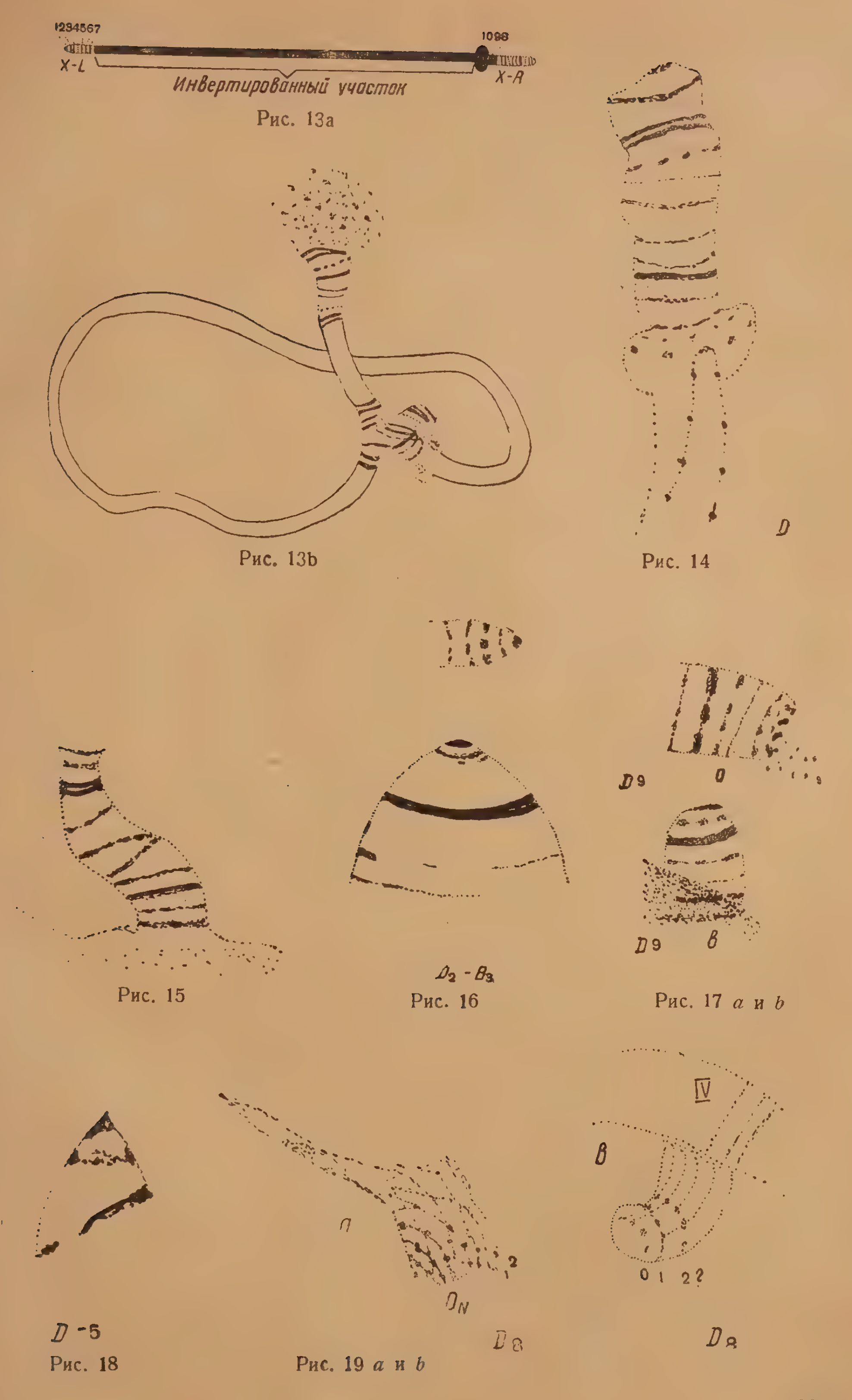


Рис. 13a

Рис. 13b

Рис. 14

Рис. 15

Рис. 16

Рис. 17 *a* и *b*

Рис. 18

Рис. 19 *a* и *b*

необходимо оговорить, что точную границу разрыва таких делеций трудно установить, так что мы будем указывать количество дисков с плюс и минус диском.

Две большие делеции D3 и D10 сохраняют весь левый конец до бульбуса (рис. 14 и 15).

Очевидно, все же, что D3 более длинная и захватывает часть бульбуса. По карте Бриджеса левый разрыв в D3 прошел где-то в участке 2B, а в D10 где-то в участке 2A.

D2 оказалось на много короче двух предыдущих делеций (рис. 16).

В D9 разрыв прошел где-то между 5-м и 6-м диском, т. е. в районе 1C (рис. 17a).

Наиболее короткие делеции D8 и D5. В D5 разрыв прошел где-то в районе второго диска (рис. 18), т. е. IB2. D8 еще более коротка — разрыв прошел где-то в районе второго диска захватив большую часть этого диска (рис. 19a, b).

На рис. 19a наглядно видно, как левый конец утрачивает свою обычную форму, и как хромосомы, как бы теряя силы конъюгации, проявляют тенденцию к расхождению друг от друга.

Результаты цитологического анализа этих делеций сведены в последнем разделе в общую таблицу, где приводится сравнение цитологических длин с их генетическими данными.

Цитологическому анализу l_{15} и l_{16} посвящены нижеследующие две главы.

Подводя итог этому разделу, мы должны отметить, что среди наших леталей имелись почти все случаи хромосомных аберраций.

Мы имели инверсии и транслокации с классическими фигурами петель и колец, характерных для этих гетерозиготных структур. Наконец, мы имели случаи цитологически очень незначительных нехваток порядка 1—2—3 дисков. В этих случаях мы обычно обнаруживали асимметрию в расположении дисков.

Что касается цитологического анализа делеции, то он показывает, правда, на незначительном материале (всего 7 делеций), что какой-либо закономерности в установлении границ левых разрывов нельзя заметить. Наоборот, все семь делеций резко отличаются между собой.

6. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ l_{15}

При просмотре препаратов хромосом слюнных желез линии l_{15} мы обнаружили отсутствие бульбуса. Бульбус отсутствовал как в X-хромосоме самок, так и самцов. Этот случай нас особенно заинтересовал. Ведь в самом деле, почему в гетерозиготной структуре отсутствует морфологическая деталь, постоянно наблюдаемая в левом конце X-хромосомы у нормальных линий. Если в l_{15} мы имеем нехватку бульбуса, то каким же образом объяснить отсутствие его в нормальной хромосоме, введенной в компаунд с хромосомой l_{15}?

В литературе имеется указание на природу бульбуса.

Офферман (1926) посвящает специальную работу вопросу выяснения природы так называемых ветвистых хромосом. Автор считает, что всюду, где мы встречаемся с „ветвистыми“ хромосомами, имеет место симметричная дупликация. Строение бульбуса Офферман представляет следующим образом: в половой хромосоме Drosophila melanogaster произошла дупликация маленькой частицы (см. схемы в работе Оффермана).

В результате происходит конъюгация гомологичных локусов, и хромосома принимает ветвистую форму.

Так как у самок хромосома слюнной железы имеет диплоидный набор хромосом, то указанное место хромосомы выглядит в виде бульбуса.

Этим и объясняет Офферман наличие бульбуса в X-хромосоме.

Оставляя в стороне все рассуждения автора относительно природы ветвистых хромосом, мы вынуждены несколько не согласиться

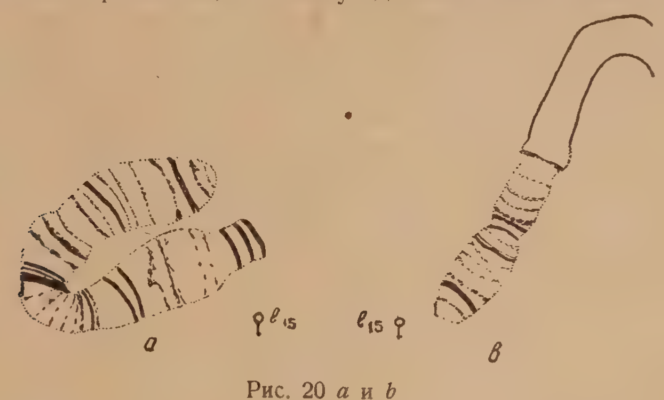


Рис. 20 *a* и *b*

с интерпретацией бульбуса как дупликации. Причиной этому послужило отсутствие бульбуса при цитологическом анализе l_{15}. Ни в одном случае как самок, так и самцов присутствие бульбуса не было обнаружено (рис. 20 a, b, c, d, e).

Иначе говоря, как видно на рисунках, участок от 2A3 до 2B8 отсутствует: как объяснить это явление?



Рис. 20 *c*, *d* и *e*

Если бы мы имели нехватку или возникновение летали в одном из дисков c, d, e или одновременно в двух, или даже в трех—это безразлично, то самки с такой леталью сохраняли бы свою жизнеспособность, имея свои нормальные аллеломорфы в дуплицированном участке. Но возможно, что нехватка произошла по локусам c, d, e, c или c, d, e, c, d, или всего удвоенного куска хромосомы. Тогда при нашей методике такая леталь оказалась бы уловленной. Но какую в этом случае мы должны иметь цитологическую картину? Мы должны ожидать одностороннюю ветвистость как следствие, с одной стороны, конъюгации в дуплицированном участке, а с другой,—как

образование петли в нормальной хромосоме из-за укорочения оппозитной хромосомы и конъюгации родственных дисков соседних частей X-хромосомы. Но ни в одном препарате из десятков просмотренных не оказалось описанной картины. Какой же можно сделать вывод? Вывод следующий: очевидно, дупликации как таковой в бульбусе нет, а бульбус может быть обычной морфологической чертой X-хромосомы, встречаемой и в других участках ее и во II и III хромосомах, как, например, ballet skirt в III L и др. Почему же в таком случае на обычных препаратах в бульбусе не видно дисков?



Рис. 21

В настоящее время категорически решить этот вопрос не представляется возможным. Причиной этого является, вероятнее всего, техника изготовления препаратов. Так как бульбус вдвое шире всего остова X-хромосомы и при раздавливании желез на предметном стекле переносит на себе силу давления бо̀льшую, чем вся X-хромосома, то она может оказаться раздавленной, а хромонемы беспорядочно распределенными в этом участке.

Как бы в доказательство этому соображению я привожу рис. 2, где мы имели отсутствие обычного бульбуса с наличием в этом районе тех дисков, которые Бриджесом рисовались в самом бульбусе (рис. 3).

Остается объяснить отсутствие петли у самок с гетерозиготной структурой. Если в этом участке дупликации нет, то, следовательно, отсутствует и образование петли в результате конъюгации гомологичных участков. Но в таком случае тут должна образоваться петля, как это бывает в обычном случае нехватки.

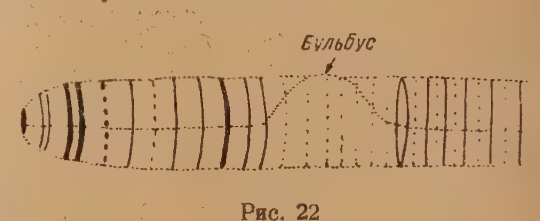


Рис. 22

В данном случае отсутствие петли возможно объяснить частым разрывом, происходящим в хромосоме l_{15} на границах нехватки, иначе говоря, у 10-го диска. И так как X-хромосома в участке бульбуса вдвое толще обычной толшины X-хромосомы, то разрыв хромосомы l_{15} не виден, а получается видимость одной целой хромосомы. Для большей ясности мы иллюстрируем наше рассуждение (рис. 21).

Так должно было бы быть, если бы в месте, указанном стрелкой на рис. 21, не происходили разрывы из-за сил конъюгации, притягивающих остальные части X-хромосомы. Но, допуская частый разрыв в этом участке, мы тем самым объясняем отсутствие этой петли, представляя хромосому как бы нормальной без всякого бульбуса и без всякой петли (рис. 22).

И не случайно, что на рис. 20 a, b, c, d можно после 10-го диска заметить наличие дисков, имеющихся и в бульбусе, и при его отсутствии (рис. 3) (см. также у Паинтера левый конец X-хромосомы).

Наконец, не менее важным для данной интерпретации l_{15} является ее генетическое поведение.

Самцы, имеющие X-хромосому с l_{15}, выживают не только при наличии основной D 215, но и при наличии D 3, длина которой простирается до бульбуса, захватывая и часть бульбуса. Ни одна из остальных 12 делеций l_{15} не покрывает (табл. 7).

Наконец, интересен также и факт, что l_{15} при скрещивании со всеми остальными 21 леталями не показывала аллеломорфности ни с одной из них, кроме l_{16}, у которой цитологически отсутствует весь левый конец, включая также и бульбус.

7. ЛЕТАЛЬ 16.

Хромосома l_{16} вела себя довольно странно: она оказалась идентичной со всеми леталями. Скрещивая самцов $\underline{l_{16}yvfB\ D215}$ с самками $\frac{yclB}{yw}$, мы не получали самок $\frac{l_{16}yfB}{yclB}$ и самок $\frac{l_{16}yvfB}{yw}$.

Специальное скрещивание (9) показало, что l_{16} в компаунде с нормальной хромосомой не дает жизнеспособных самок (табл. 6) и выживают лишь самцы в присутствии D 215[1].

Таблица 6

$\frac{l_{16}yvfB}{yctf}$	$\frac{l_{16}yvfB\ D215}{yctf}$	$\underline{yct}\ \underline{D215}$	$\underline{yctf}$
желтые самки	серые самки	серые самцы	желтые самцы
—	24	31	36

Очевидно, мы имеем тут случай выпадения „гена жизнеспособности“, присутствие которого необходимо для выживания особи.

Аналогичный случай так называемого „гена жизнеспособности“ описывает Паттерсон (1933). Им была получена X-хромосома, которая не давала жизнеспособных зигот.

При анализе этой хромосомы оказалось, что в левом конце его, где-то между sc и prune имеется нехватка. В результате этой нехватки исчез „ген жизнеспособности“, и самки с такой хромосомой не выживают. По Паттерсону, этот ген локализован в левом конце X-хромосомы в пределах 0,8 морганиды.

Можем ли мы на основании имеющегося в нашем распоряжении материала локализовать найденный в настоящей работе „ген жизнеспособности“?

Если исходить из размера D 215 ограничивающего возможность локализации „гена жизнеспособности“ в левом конце не правее гена roughest, то генетически участок, в котором может быть локализован „ген жизнеспособности“, не выходит за пределы 0,2± морганид.

Можно ли говорить о расхождении наших данных о локализации „гена жизнеспособности“ с данными Паттерсона? Тут нужно отметить, что, во-первых, мы не гарантированы, что l_{16} не является

---

[1] Рукопись была уже в печати, когда мы познакомились с работой Curt Stern „Somatic crossing over and segregation in Drosophila melanogaster“ в Genetics № 6, 1936. В этой работе автор указывает, что на особой среде самки гетерозиготные по гену жизнеспособности выживали с Minute эффектом. Мы считаем однако, что все наши рассуждения не находятся в противоречии с указанным фактом.

Внешние факторы несомненно играют большую роль в проявлении гена, и на особой среде можно добиться в единичных случаях выживания указанных самок.

случаем другого „гена жизнеспособности", находящегося левее „гена жизнеспособности", описанного Паттерсоном. Во-вторых, в распоряжении Паттерсона не было средств для более точной локализации.

Каким же образом объяснить выживаемость зигот, имеющих хромосому l_{16} и всего лишь фрагмент X-хромосомы делецию 215?

На наш взгляд тут могут быть две интерпретации. Во-первых, это явление можно объяснить нарушением генного баланса у самцов, вследствие чего нарушается нормальная картина проявления „гена жизнеспособности". Во-вторых, эффектом положения. Ряд работ (Стертевант, 1925, Дубинин и Сидоров, 1934, 1935, Паншин, 1935 и др.) показали, что в результате перемены места генов в системе происходит эффект изменения доминантности и рецессивности генов. В данном случае можно предположить, что в результате выпадения большого фрагмента X-хромосомы в D 215 ряд рецессивных генов стали вести себя как доминанты.

Этими двумя гипотезами можно объяснить явление выживаемости самцов, имеющих хромосому l_{16} и D 215. Правда, последняя гипотеза нам кажется менее вероятной. Цитологически l_{16} показывает



Рис. 23 *a* и *b*

отрыв левого конца X-хромосомы. Размер отрыва равняется длине D 215 (рис. 23a).

Терминальные отрывы без сохранения крайнего конца до самого последнего времени в литературе не описывались. Имеются случаи только внутрихромосомных выпадений, описанных Меллером и Меллером и Косиковым (1935). Лишь в самое недавнее время Демерек описал случай терминальных отрывов с полной потерей левого конца.

Мы решили проверить, имеем ли мы в случае l_{16} терминальный отрыв.

Нами была найдена картина, когда X-хромосома, потерявшая левый конец, конъюгировала конец с концом с D 215 (рис. 23b). Из этого факта можно сделать вывод, что в случае l_{16} мы имеем выпадение района от первого диска до бульбуса включительно с сохранением на оставшейся части X-хромосомы нулевого диска, который и притягивал к себе D 215.

Следовательно, в случае l_{16} произошло два разрыва. Первый разрыв прошел между нулевым и первым диском, а второй на правой границе бульбуса. Таким образом, от левого конца в хромосоме l_{16} оказался сохраненным нулевой диск.

§ 1. Использованный нами метод ловли летальных мутаций при помощи делеции, размер которой нам известен, фиксирует все наше внимание на определенном участке, в данном случае на терминальном конце половой хромосомы размером в 0,2± морганиды. Этот участок при помощи комбинированных цитогенетических исследований можно представить более ясно.

Следовательно, в участке, изученном нами, локализовано 11 из известных видимых мутаций плюс летальный ген lJ[1]. Нами же установлено 19 локусов в этом участке. Если считать, что 11 из 19 леталей являются крайним выражением 11 известных видимых мутаций, то нами, таким образом, открыто 7 новых генов в левом конце X-хромосомы.

Хотя, конечно, не исключена возможность, что эти 7 новых локусов могут быть аллелями других ранее найденных леталей в этом участке.

§ 2. Какова же цитологическая природа возникновения наших 23 мутаций? Из 22 летальных мутаций и 1 стерильной 11 оказались хромосомными аберрациями и 12 без каких-либо видимых хромосомных изменений. Можно допустить, что среди 12 мутаций остались незамеченными инверсии единичных дисков. Не имея иных данных, мы можем допустить, что из 22 мутаций, полученных нами, 12 мутаций были типа трансгенаций (point mutation). Одновременно мы наблюдали следующее явление. Две летали, показывающие аллеломорфные отношения цитологически не являются идентичными. Разительный пример в этом отношении мы видим на l_9 и l_{12}. Эти две мутации аллеломорфны и имеют сходные фенотипы. Цитологически же они представляют разные картины. В то время как l_9 является сложной хромосомной аберрацией, l_{12} показывает отсутствие какого-либо видимого изменения в расположении дисков. Какой вывод можно сделать из этого случая?

Из этого можно сделать вывод, либо что одна и та же мутация может быть следствием как изменения типа трансгенации, так и перегруппировки дисков, либо что сам механизм перегруппировки дисков в l_9 вызвал трансгенацию, тогда как механизм трансгенации в случае l_{12} иной природы, либо можно допустить, что независимо от хромосомной аберрации в l_9 возникла трансгенация и мы имеем лишь случайное совпадение этих двух явлений. Вероятность третьего случая мы считаем значительно меньшей и поэтому склонны отстаивать первые две возможности. Ту же картину мы имеем и в случае l_7 и l_{13}, l_8 и l_{22}.

На основе нашего цитологического материала мы можем сделать следующие выводы. Во-первых, на примере l_9, представляющей собой видимую мутацию с пониженной жизнеспособностью и являющейся хромосомной аберрацией, и l_8, l_7, l_{14} и др., являющимися типичными летальными мутациями, связанными с хромосомными аберрациями, мы можем заключить, что и летальные, и видимые мутации могут быть одинаковой природы с точки зрения механизма хромосомных перестроек. Во-вторых, механизм возникновения двух аллеломорфных леталей (l_9 и l_{12}) может быть различным. В-третьих, с точки зрения данных цитологического исследования мутации по их природе можно разделить на три группы: мутации как внутригенные, физико-химические перестройки генного материала без изменения положения гена в системе генов, так называемые трансгенации (point mutation), вторая группа мутаций как следствие мелких внутрихро-

мосомных перегруппировок (minut rearengement) и хромосомных аберраций типа больших инверсий, транслокаций и третья группа чисто количественные убавления (нехватки) или увеличения (дупликации генного материала. Повторяем, что такое уточнение диференциации мутаций возможно лишь цитологическим путем.

§ 3. Имея случай, когда две аллеломорфные мутации показывают разные цитологические картины, мы можем при помощи цитологических данных примерно локализовать леталь, показывающую хромосомную аберрацию, и в этой же области отметить ее аллельную мутацию, не связанную с какой-либо хромосомной перегруппировкой.

Таким образом, мы можем локализовать наши мутации при помощи следующих данных: во-первых, данных цитологического анализа, во-вторых, данных по аллеломорфизму, и, в-третьих, данных, полученных в эксперменте с 13 делециями.

Для этой цели приведем в систему наши цитологические данные: l_6 — нехватка 7-го диска, l_7 — транслокация, где левый разрыв прошел где-то между 2-м и 3-м диском, l_8 — нехватка 5-го диска, l_9 — сложная хромосомная аберрация. Можно допустить, что место возникновения летальной мутации находится где-то в районе 5-го и 6-го дисков, l_{10} — нехватка 1-го диска и части 2-го диска, l_{14} — нехватка части 2-го диска, l_{15} — нехватка бульбуса, l_{16} — нехватка от 1-го диска

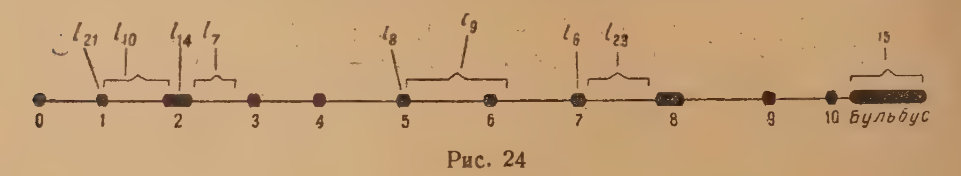


Рис. 24

до бульбуса включительно, l_{21} — нехватка 1-го диска, l_{23} — большая инверсия, где левый разрыв прошел между 7-м и 8-м диском.

Представим эти цитологические данные схематически: данная ось, представленная на рис. 24, изображает хромонему, а круглые образования хромомеры — где предполагаются локализованными гены, группа которых составляет диск.

С правой стороны отмечены границы и места хромосомных аберраций l_7, l_8, l_9, l_{10}, l_{14}, l_{15}, l_{21} и l_{23}, с левой стороны номера хромомер.

Каким же образом локализовать остальные летали? Для этой цели мы используем данные табл. 4, 5 и 6. По горизонтальной графе табл. 4 обозначены летали, а по вертикальным обозначены делеции. Знаками плюс (+) отмечены результаты скрещивания летальной хромосомы с делецией, которая покрывает данную леталь. Знаком минус (—) случаи, когда делеция не покрывает летали.

Если обратить внимание на горизонтальные графы, то нетрудно заметить, что D_1, D_4, D_5, D_{13}, D_{14} не покрывают ни одной летали. Если учесть, что все эти делеции покрывают ген yellow (табл. 2), станет ясным, что все летали из включенных в табл. 3 локализованы правее локуса yellow, т. е. не левее 2-го диска. Теперь обратим внимание на вертикальные графы. В этом случае мы замечаем, что каждая леталь имеет в своей графе определенное количество знаков, иначе говоря, каждая леталь покрывается определенным количеством делеций (табл. 3).

Если считать, что более короткая делеция покрывает меньшее количество леталей, расположенных линейно в нашем участке, а более длинная делеция большее количество леталей, и одновременно

используя как цитологические, так и генетические данные относительно длин делеции, мы тем самым выясним последовательность в расположении остальных леталей и более уточним локализацию всех леталей.

Согласно этой последовательности, по данным табл. 4 и 5 расположение леталей получится следующее (рис. 25).

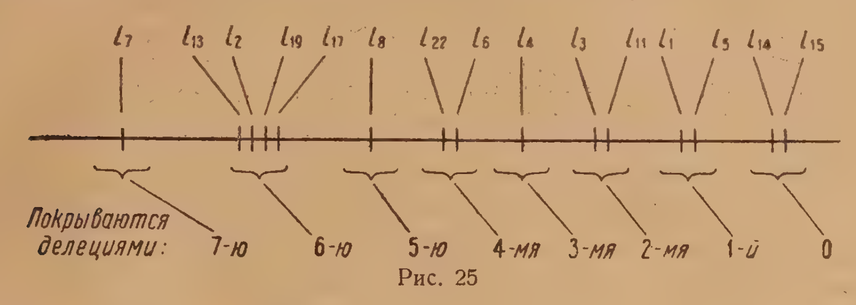


Рис. 25

Данные по локализации наших леталей, представленные на рис. 25, совпадают с данными по аллеломорфизму. Например. l_7 и l_{13} на рис. 24 оказываются в одном районе и являются одновременно аллеломорфными; l_6 и l_{19}, являясь аллеломорфными, вместе с тем на рис. 25 оказываются в одном районе. Та же самая картина получается и с l_8 и l_{22}.

Имея две схемы (рис. 24 и рис. 25), мы можем составить одну общую комбинированную схему, построенную на данных цитологического анализа, аллеломорфизма и локализации леталей при помощи посторонних делеций. В результате мы получаем единую схему-карту левого конца X-хромосомы (рис. 26).

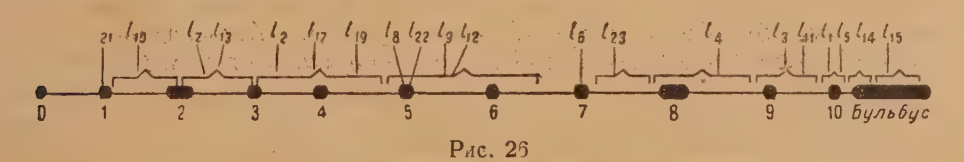


Рис. 26

Не имея данных скрещивания l_{21}, l_{10}, l_9 и l_{23} с 13 делециями, мы оставляем район локализации этих леталей в тех участках, где они зафиксированы на рис. 24 в результате цитологического анализа.

Леталь 7 оказывается покрытой наибольшим количеством делеций, т. е. 7 делециями из 13. Цитологически эта леталь локализуется в районе между 2-м и 3-м диском. На рис. 26 мы ее, как и на рис. 24, оставляем на участке между 2-м и 3-м диском как леталь, расположенную левее остальных 15 леталей, принявших участие в скрещивании с 13 делециями.

Леталь 8 цитологически локализована в 5-м диске, оказываясь покрытой 5 делециями.

Леталь 2, 17 и 19 покрываются 6 делециями, и мы их локализуем в районе между леталью 8, покрываемой 5 делециями и покрываемой 7 делециями, т. е. в участке между 3-м и 4-м диском.

Леталь 22, с одной стороны, по данным аллеломорфизма с леталью 8 и, с другой стороны, по данным результатов скрещивания с 13 делециями, показавшим, что l_{22} покрывается 4 делециями, локализуется правее l_8 у 5-го диска.

l_{12} по признаку аллеломорфности с l_9 локализуется в том же районе, где локализована l_9 по данным цитологического анализа.

l_6 покрывается всего 4 делециями, следовательно, должна быть локализована правее l_8, покрываемой 5 делециями. Вместе с тем l_6 показывает нехватку по 7-му диску. На основании этих данных мы l_6 локализуем в 7-м диске.

Леталь 15 в результате цитологического анализа показывала нехватку по бульбусу. Вместе с тем l_{15} не покрывается ни одной из 13 делеций, что увеличивает данные за локализацию l_{15} как самой правой в нашем участке, точнее локализованной в районе бульбуса.

Далее по количеству делеций, покрывающих летали, идут соответственно l_1 и l_{15}, покрываемые каждые 1 делецией, l_{11} соответственно 2 делециями и l_4, покрываемая 3 делециями.

Исходя из этого, мы эти пять леталей располагаем между l_{23} и l_{15}.

Леталь 13 покрывается 6 делециями, следовательно, она должна быть локализована в районе локализации l_2, l_{17} и l_{19}. Однако l_{13} аллеломорфна с l_7, локализованной на основании цитологического анализа в районе 2-го и 3-го дисков. Исходя из этого, l_{13} мы локализуем левее l_{21}, l_{17}, l_{19}, но правее l_7, поблизости от нее.

Не имея ни цитологических данных, ни данных по аллеломорфизму, ни данных скрещивания с 13 делециями леталей 20 и 24, мы их опускаем в рис. 26.

Леталь 16, связанная с нехваткой всего левого конца, также не может быть локализована.

Особняком стоит l_{14}. При просмотре X-хромосомы l_{14} методом Пайнтера было установлено, что несомненно имеет место аберрация 2-го диска. Однако из числа 13 делеций ее покрывала только D_3 и то лишь очень условно (на 193 самок — 2 самца). Ни одна из остальных делеций ее не покрывала. От делеции 215, при помощи которой вылавливались все летали, в том числе и леталь 14, делеция 3 отличается тем, что захватывает не весь бульбус, а лишь половину (рис. 28). Так как разница между D_3, не покрывающей l_{14} и D 215, покрывающей l_{14}, сводится к маленькому участку бульбуса, то мы должны были локализовать l_{14} в районе бульбуса (рис. 25 и 26).

О чем же говорит факт расхождения цитологического анализа летали 14, показывающей аберрацию 2-го диска, с данными результатов скрещивания 13 делеций с l_{14}, когда ни одна из делеций не покрывает l_{14}. В данном случае возможно два объяснения: первое, когда мы имеем совпадение двух леталей, возникших одновременно, и второе, когда происшедшая хромосомная аберрация во 2-м диске вызвала летальный эффект в соседнем районе, в данном случае поблизости от бульбуса.

Данная на рис. 26 локализация генов, конечно, очень приближенна и ее большее уточнение зависит в первую очередь от увеличения количества леталей в данном участке и от большего количества делеций, отличающихся между собой более малыми размерами с точно установленными границами разрывов.

§ 4. Не менее интересным является сравнение цитологических и генетических данных, касающихся делеций. Если обратить внимание на табл., где приведены все данные о 7 делециях, имеющихся в нашем распоряжении, то нетрудно будет увидеть полное совпадение размера делеций, определенных цитологически, с размером делеций, определенных при помощи летальных и видимых мутаций. В самом деле D 215 и D 3 насчитывают 16 и 13 дисков, одновременно эти же делеции покрывают соответственно 15 и 13 леталей (из 15 леталей), и гены y, ac, sc и rst. Уже следующая группа делеций D 10,

№ делеции	yellow	ac	sc	rst	Количество дисков, имеющихся в делеции	Количество леталей из 15, покрываемых делецией
D 215	+	+	+	+	16	15
D 3	+	+	+	+	13	13
D 10	+	+	+		10	7
D 9	+	+	+		5	7
D 2	+	+	+		4	6
D 8	+	+			2	0
D 5	+				$1^1/_2$	0

D 9, D 2, покрывающие y, ac и sc и не покрывающие гена rst, насчитывают меньшее количество дисков соответственно 10, 5 и 4, покрывают меньшее количество леталей — 7,7 и 6.

Далее идет D 8, покрывающая y и ac, цитологически включающая нулевой, первый и большую часть второго диска и не покрывающая ни одной из 15 леталей.

Следующая делеция D 5 также не покрывает ни одной летали, покрывает только yellow и цитологически включает в себя лишь нулевой, первый и очень незначительную часть второго диска. В связи с этими данными можно сделать следующие выводы.

Случаи разрывов генов ac и sc в литературе до сих пор не описывались. Проверка разрыва между ac и sc при помощи делеции чрезвычайно затруднена, так как делеции сами по себе дают эффект нарушения нормального количества щетинок и тем самым делают сложным решение вопроса о наличии разрыва между генами as и sc.

Что же мы имеем?

D 8 и D 2 генетически отличаются между собой тем, что D 2 покрывает ген sc, а D 8 не покрывает sc. Вместе с тем цитологически D 2, покрывающая ген sc, показывает большее количество дисков (четыре), а D 8, не покрывающая гена sc, — всего два диска. Это дает основание нам думать, что в случае D 8 мы имеем действительно факт разрыва, происшедший между генами ac и sc. Наконец, тот факт, что в D 8 присутствует только часть 2-го диска, дает нам основание предполагать, что ген sc локализован или во 2-м или в 3-м диске.

Интересны также данные делеций D 8 и D 5. Они отличаются между собой тем, что тогда как D 8 покрывает y и ac, D 5 покрывает только yellow. Цитологически же разница между ними заключается в том, что D 8 включает в себя почти весь 2-й диск, тогда как D 5 включает лишь часть 2-го диска. На этом основании мы ген ac локализуем в средней части 2-го диска.

Наконец, на основании данных этой же таблицы мы можем локализовать ген rst. D 215 и D 3 покрывают ген rst, тогда как цитологически они отличаются между собой тем, что D 215 включает весь левый конец, включая и бульбус, а D 3 весь левый конец и лишь два диска из бульбуса. D 10 же включает весь левый конец, не захватывая ни одного диска из бульбуса, одновременно не покрывая

гена rst, тогда как D3 охватывает весь левый конец и два диска из бульбуса.

На этом основании мы локализуем ген rst в одном из первых двух дисков бульбуса.

В результате, если спроецировать данные рис. 26 и выводы о локализации генов y, ac, sc и rst на основании табл. 7 на карту левого конца X-хромосомы, мы получим примерную локализацию летальных и видимых мутаций y, as, sc и rst в изучаемом нами отрезке X-хромосомы (рис. 27).

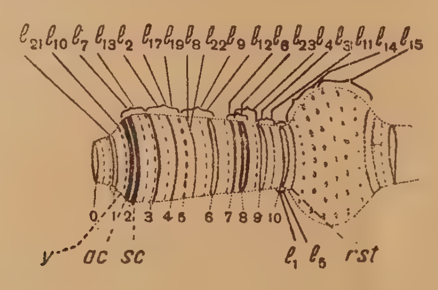


Рис. 27

Схематически данные табл. 7 выглядят следующим образом (рис. 28).

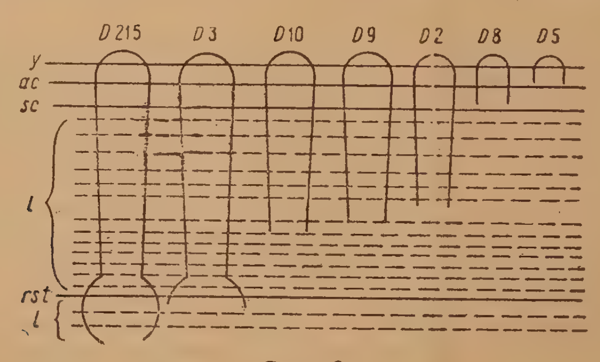


Рис. 28

§ 5. Вопросу о том, равномерно ли распределены гены по хромосоме, посвящен ряд работ. Гаррис (1929), получив большое количество леталей, при помощи кроссинговера локализовал их и показал, что они распределяются неравномерно, сбиваясь большими группами на разных участках. Позднее Меллер и Пайнтер (1932) показали, что такое расположение леталей можно объяснить особенностями кроссинговера, не дающими возможность решить этот вопрос сколько-либо точно.

Данные нашего эксперимента проливают несколько больший свет на этот вопрос.

В самом деле: на 4616 хромосом было получено 473 летали по всей X-хромосоме и 18 леталей в нашем участке. На основании этих данных можно сравнить мутационную частоту в нашем участке с мутационной частотой по всей X-хромосоме. Отношение получается 1 : 26,2. Данное отношение само по себе ничего не говорит, но если сравнить это отношение мутационной частоты с отношением числа дисков нашего участка и всей хромосомы, то мы получим данные,

настолько совпадающие, что делается возможным утверждение о более или менее равномерном распределении мутации по X-хромосоме. По карте X-хромосомы, составленной Бриджесом по препаратам слюнных жёлез, отношение количества дисков в нашем участке к количеству дисков по всей X-хромосоме равняется отношению 1 : 20,6.

Можно оспаривать наши данные, исходя из того утверждения, что отношение количества дисков неправильно, так как нам неизвестна до сих пор природа каждого диска в смысле того, какое количество генов локализуется в каждом диске. Вполне резонное возражение, однако отпадающее на наш взгляд, если учесть, что наш участок в 28—30 дисков является достаточным куском, чтобы в среднем отразить все особенности в распределении дисков вдоль X-хромосомы.

§ 6. Какой же вывод можно сделать на основе нашего материала относительно „исчерпания“ всех мутаций в нашем участке? Из табл. 1 видно, что мы имеем еще большинство леталей, не имеющих себе аллеломорфных. Это дает нам основание думать, что при продолжении эксперимента мы будем еще получать очень много мутаций ни разу не мутировавших генов. И лишь в случае, когда каждая вновь возникающая леталь будет иметь себе идентичную из числа уже полученных, мы сможем с некоторой уверенностью утверждать, что наш участок в основном исчерпан и состоит из такого-то количества генов. Пока же мы можем заявить, что нами открыто 19 локусов от 0,0 до 02 ± — 0,3 ± морганид.

Выше, в введении, мы указали, что наиболее полное выявление всей мутационной способности анализируемого участка может привести нас к выяснению числа генов в данном районе.

В генетической литературе имеется ряд работ, посвященных вопросу выяснения количества генов Drosophila melanogaster.

Определение размера генов и их количества — один из наиболее сложных вопросов современной генетики. Поэтому в настоящее время можно говорить лишь о возможности подойти к вопросу об определении количества генов у генетически наиболее детально изученного объекта Drosophila melanogaster.

Определение размера гена и их количества в основном шло по линии использования данных по частоте мутирования. Не случайно, что все работы, сделанные в этом направлении (Меллер, 1919, 1926, Гоуэн и Гей, 1933), опираются на данные по частоте мутирования. Путь изучения мутационного процесса является одним из наиболее многообещающих для определения количества генов.

В самое последнее время ряд авторов (Меллер, Раффаэль, Прокофьева) указывает на другой путь, при помощи которого можно было бы определить количество генов. Это путь использования данных по частоте разрывов в хромосоме. Это оказалось возможным лишь в результате появления целой серии работ по изучению хромосом клеток слюнных желез методом Пайнтера.

Последний путь, путь использования частоты разрывов, не исключает возможности использовать данные по частоте мутирования при определении количествя генов, а, наоборот, дополняет их, делая возможным взаимную проверку результатов экспериментов, проведенных различными путями.

Самая ранняя работа, где мы находим попытку ответить на вопрос о количестве генов,—это работа Меллера и Альтенбурга (1919). В этой работе авторы, не описывая принципов подсчета генов, допускают, что приблизительное количество генов в X-хромосоме у Drosophila melanogaster должно равняться минимум 500.

Более подробно на вопросе о количестве генов Меллер останавливается в своей следующей работе (1926). В этой работе автор впервые описывает те пути, при помощи которых он в 1919 г. совместно с Альтенбургом устанавливал количество генов в X-хромосоме.

Основным путем, по автору, могут являться данные, основанные на мутациях в идентичных локусах. Можно подсчитать количество генов на основании числа генов, мутировавших однажды, дважды, трижды и т. д. Чем больше общее число генов в данной хромосоме, тем меньше вероятность вторичного мутирования одного и того же гена, и, таким образом, отмечая относительную частоту идентичных генов по сравнению с частотой не повторяющихся, можно приблизительно подсчитать общее количество генов в хромосоме.

Указанный принцип не может дать точного количества генов, как это указывает и сам автор, во-первых, потому, что учитываются только гены, мутирующие более или менее часто, и, во-вторых учитываются только гены, затрагивающие эпидермальную морфологию и пигментацию. Большинство же мутаций, затрагивающие физиологические или даже внутренние морфологические признаки, ускользает из нашего поля зрения.

С этой точки зрения целесообразнее изучать летальные мутации, заявляет автор, как крайние проявления видимых мутаций. В этом случае эксперимент осложняется необходимостью идентификации летальных мутаций. При том уровне, на каком находилась генетика в 1926 г., автор находит возможным проведение этого эксперимента на какой-либо аутосоме, что чрезвычайно сложно и невообразимо трудоемко.

Возможно определить количество генов и путем изучения частоты перекреста. Для этого нужно помножить общее число морганид (в то время равное 285) на число генов, могущих заключаться в одной генетической единице. Меллер пишет, что если допустить, что в отрезке, дающем 1% перекреста, заключается 5 генов, то мы получим 285×5, или 1 425 генов. Эти свои рассуждения автор строит на известных случаях связи генов приблизительно этой силы. Это случай Клауссена, описавшего 0,2% перекреста во II хромосоме между генами jauntry и black, случай, описанный Бриджесом о перекресте между lo renge и tan. Если же учесть некоторую неравномерность в распределении генов по карте, сгущенность в некоторых районах, то можно, соответственно увеличивая длину хроматина, а следовательно, и количества генов, довести их число до 1 800.

Но этот метод автор считает менее надежным, чем предыдущий, так как могут существовать региональные особенности в частоте перекреста и расположении генов, которые не дадут картины даже минимального числа генов. Наконец, если учесть, что со времени опубликования этой работы число морганид 285 возросло до 291 и имеются случаи перекреста не только в 0, но и в 0,1% и еще меньшей частоты, то количество генов по этой схеме с 1 800 должно увеличиться до 3 600 как минимума.

Наконец, как частный случай определения количества генов Меллер рассматривает возможность использования данных, основанных на изменениях локуса Bar. Учитывая так называемые „мутации“ или перекрест в локусе Bar, считая, что перекрест между геном Bar и его соседями происходит с такой же частотой, с какой он происходит обычно между двумя соседними генами, то по данным Зелени и Стертеванта можно найти, что ген Bar отстоит на 0,2 еди-

ницы от своего соседа. Следовательно, и по этим данным число генов будет колебаться от 1 400 до 1 800. Но в случае гена Bar условия перекреста сильно нарушены, и это обстоятельство может явиться причиной ненормальной частоты перекреста, а следовательно, и искажения действительного числа генов. Наконец, более поздние данные самого Меллера о природе гена Bar (1936) нарушают стройность всех рассуждений о числе генов у D. melanogaster, определенных на основе данных по перекресту в этом локусе.

Другой автор, Демерек, свои данные по определению числа генов у D. melanogaster до сих пор не опубликовал и мы знакомы с ними лишь по отчету Давенпорта. Из этого отчета видно, что Демерек показал, что при дозе в 2 500 r X-лучей частота появления летальных мутаций в половой хромосоме D. melanogaster равна 12,5%. Общее число изменений, наблюдавшихся в 22 локусах половой хромосомы при 633 787 хромосомах, равно 136. Эти данные показывают, что частота (средняя) изменения на один локус равна 0,0246%. Деля частоту изменений во всех локусах на среднюю частоту изменений на один локус, было получено число локусов в X-хромосоме, равное 500. Если другие хромосомы Drosophila содержат такое же число генов на единицу длины, как и X-хромосома, то мы получим общее число генов, равное 2 500.

Работа Гоуэна и Гей (1933), посвященная выяснению числа и величины генов у D. melanogaster, построена на использовании данных по частоте мутации. Сравнивая частоту видимых мутаций и идентифицируя их, авторы находят 175 „видимых“ генов в X-хромосоме. Каково же количество рецессивных летальных мутаций в X-хромосоме? Авторы рассуждают следующим образом. В опыте было найдено, что на 44 „видимых“ мутаций возникло 320 рецессивных, летальных мутации. Это отношение 1:7,3 отражает действительную разницу в количестве „видимых“ и „летальных“ генов. Учитывая, что количество видимых „генов“ равно 175, можно заключить, что рецессивных летальных должно быть 175 × 7,3 = 1 280. Отношение же числа доминантных леталей к рецессивным равно 0,75 или для всей X-хромосомы 1 280 × 0,75 = 960. Используя данные Добржанского, Штерна и Пайнтера, авторы делают вывод, что генетически автивный участок X-хромосомы равняется 9,8% аутосомам. Исходя из этого коэфициента и количества генов—рецессивных летальных, рецессивных видимых и доминантных летальных, которое установлено для X-хромосомы, можно соответственно вычислить количество генов для аутосом: рецессивных летальных 1 280/0,098 = = 13 100, доминантных летальных генов 960/0,098 = 9 800 и видимых рецессивных генов 175/0,098 = 1 800. Такова схема вычисления количества генов у D. melanogaster по Гоуэну и Гей. По этой схеме общее число генов равняется 27 115.

Резюмируя приведенную литературу, мы можем заявить следующее. Из всей приведенной литературы единственной работой, где авторы специально приведенным экспериментом пытались разрешить вопрос о количестве генов, является работа Гоуэна и Гей. Работа Меллера носит характер постановки вопроса, тем более что в распоряжении автора не было исчерпывающих экспериментальных данных.

Демерек сильно упрощает вычисление общего количества генов. Работа Гоуэна и Гей, помимо упрощения проблемы при перерасчете количества генов в X-хромосоме для аутосом, страдает еще и крупным дефектом методики. Идентифицируя видимые мутации, авторы обходят необходимость идентификации летальных мутаций. Нако-

нец, расхождение более поздних данных Демерека с данными Гоуэна и Гей (2 500 и 27 000) заставляет относиться несколько недоверчиво к их работам и показывает, что вопрос о количестве генов у D. melanogaster далеко еще не выяснен.

В связи с вопросом о количестве генов немалый интерес представляют последние работы Меллера.

В работе Меллера и Прокофьевой (1934a) мы находим указания относительно других путей определения количества генов. Авторы считают, что в хромосоме имеются некоторые определенные точки, в которых хроматин при облучении может быть разорван. Отрезки хромосомы между такими разрывами могут рассматриваться как „гены". Для того чтобы выяснить количество этих генов в ограниченном районе, нужно продлить эксперимент до тех пор, пока не будет достигнуто на основании числа повторений достаточной вероятности того, что каждая точка была представлена по крайней мере одним разрывом.

На примере гена scute Меллер, Прокофьева и Рафаэль (1935) подтверждают эту мысль. Принципиально нового эта методика не вносит в вопрос выяснения количества генов, однако может служить источником дополнительного материала к материалам, полученным в результате изучения частоты мутаций.

Материал, полученный в данном эксперименте, не дает нам права делать какие-либо выводы о количестве генов при помощи методики исчерпания определенного участка. Поэтому этот вопрос остается открытым до тех пор, пока не будет накоплен достаточный материал для уверенности, что участок действительно исчерпан.

Однако, как было сказано в введении, имея данные о повторном мутировании одних и тех же локусов, мы можем на основании формулы Меллера определить приблизительное количество генов в нашем участке.

В разобранной нами выше работе Меллер приводит следующую формулу:

$$\frac{n_1}{n_0} = \frac{2n_2}{n_1},$$

где n_0 — число генов, не мутировавших ни разу, n_1 — число генов, мутировавших один раз, n_2 — число генов, мутировавших два раза.

Следовательно, $n_0 = \frac{n_1^2}{2n_2}$, а $n = n_0 + n_1 + n_2$.

Несомненно, что чем больше генов, мутировавших один раз, два раза, три раза и больше раз (ибо тогда соответственно $\frac{2n_2}{n_1} = \frac{3n_3}{n_2}$ и т. д.), тем больше точность в определении генов, не мутировавших ни разу, а следовательно, и тем меньше ошибка в определении количества генов.

Какими мы располагаем данными?

$$n_0 = x,\ n_1 = 15 \text{ и } n_2 = 4.$$

Иначе говоря, единичных мутаций мы имели 15, а леталей, мутировавших дважды, имели 4. Соответственно подставляя в вышеприведенную формулу эти данные, мы получили:

$$x = \frac{15^2}{2.4} = \frac{225}{8} = 28,1.$$

Отсюда $n = 28,1 + 15 + 4 = 47,1$.

Для экстраполяции данного количества генов ко всей X-хромосоме можно использовать как данные по сравнительной частоте мутирования нашего участка по всей хромосоме, так и данные по сравнению количества дисков, нарисованных Бриджесом по препаратам слюнных желез в нашем участке по всей хромосоме.

На 472 летальные мутации во всей X-хромосоме мы получили 18 леталей в анализируемом участке, что дает соотношение 1 : 26,2. Используя данные по количеству генов в ограниченном участке, мы можем построить следующее отношение: $\frac{47}{x} = \frac{1}{26,2}$ или $x = \frac{47 \cdot 26,2}{1} = 1\,231$ генов во всей X-хромосоме.

Если использовать данные по количеству дисков, то соответственно $x = \frac{47 \quad 20,6}{1} = 968$ генов.

Несомненно, что эти данные о количестве генов мы считаем чрезвычайно приближенными и их более точное определение на наш взгляд возможно лишь после наиболее полного исчерпания нашего участка.

Насколько далеки мы от полного исчерпания нашего участка, показывают нам наши расчеты о количестве генов. Если по этим минимальным данным их должно быть 47, то ясно, что нам еще до исчерпания анализируемого участка далеко.

В заключение считаю своим долгом выразить искреннюю признательность Н. И. Шапиро за помощь и ценные советы при проведении данной работы. Выражаю благодарность также А. А. Прокофьевой за советы и помощь по цитологической части работы.

9. ВЫВОДЫ

1. При помощи X-лучей получено 22 летальных мутации и одна мутация стерильности в левом конце X-хромосомы. Участок X-хромосомы, подвергающийся исследованию, ограничен делецией D 215 размером в 0,2 ± — 0,3 ± морганид.

2. Проведен опыт по выяснению аллеломорфизма между 22 леталями. Из общего числа летальных мутаций только 8 леталей показывали аллеломорфность друг с другом. Установлено, что 23 мутации, полученные в нашем эксперименте, задевают только 18 локусов.

3. Все летали локализованы при помощи разных делеций, цитологических данных и данных по аллеломорфизму.

4. Проведен цитологический анализ 23 мутаций и 7 делеций методом Пайнтера. Установлено, что из 22 мутаций только 10 связаны с хромосомными аберрациями. Из них 8 микроаберраций, одна транслокация и одна большая инверсия. Установлены также размеры 7 делеций.

5. Цитологический анализ леталей 15 показал нехватку так называемого бульбуса. На этом материале строится предположение, что в районе бульбуса отсутствует дупликация.

6. Описан новый случай „гена жизнеспособности“, локализованного в районе 0,2 ± — 0,3 ± морганид. Установлено, что в этом случае имеется нехватка в левом конце X-хромосомы, где левый разрыв прошел между нулевым и первым диском, а правый — на правой границе бульбуса.

7. Используя данные по повторности мутаций на основании формулы Меллера, было определено число возможных мутаций в левом

конце X-хромосомы, равное 47. Экстраполируя данные левого конца на всю хромосому при помощи использования сравнительных данных частоты мутирования, мы получим общее количество генов во всей X-хромосоме, равное 1 231.

8. Обсуждаются дальнейшие пути проведения эксперимента для выяснения общего количества генов у D. melanogaster.

ЛИТЕРАТУРА

1. Anual report of the director of the departament of Genetics Reprinted from Year Bock № 33 for the year 1933—34, pages 31 to be issued December, 14, 1934.— 2. Bridges C. B., Deficiency, Genetics 2, 445—465, 1917.—3. Bridges C. B., Vermilion-deficiency, The Journal of General Physiology, 1919. V. I a. 6. pp. 645 656.— 4. Bridges C. B., Salivary chromosome maps. The Journal of Heridity, v. 26, No. 2, 1935.— 5. Дубинин Н П. и Сидоров Б. П., Эффект положения гена Hairy, Биол. журн., т. IV, № 3, 1935.—6. Дубинин Н. П. и Сидоров Б. П., Зависимость действия гена от его положения в системе, Биол. журн., т. III, в. 2. 1934.—7. Demerec M., Biological action of small deficiencies of X-chromosome of Drosophila, Proc. of the Nat. Acad. of Sciences of the USA, v. 20, No. 6, 1934.—8. Demerec M. a. Margatet E. Hoover, Three related X-chromosome deficiencies in Drosophila. The Journal of Heredity, v. 27, № 5, 1936.—9. Gowen W. John E. H. Gay, Gene Number, kind and size in Drosophila, Genetics, 18, № 1, 1933.—10. Harris B. B., Влияние возраста освещенных X-лучами самцов на частоту мутаций Drosophila, Успехи эксп. биол., т. VIII, в. 4, из The Journal of Heredity, No. 6, 1929.—11. Muller H. Y. a. Altenberg E., The rate of change of hereditary factors in Drosophila, Rec. of the Soc. for Experimental Biology and Medicine, XVII, 10—14, 1919.—12. Muller H. Y., The Gene as the basis of life, 1926.—13. Muller H. Y., The origination of Chromation deficiencies as minute deletions subject to insertion, Genetica, XVII, 3/4, p. 237 - 252. 1935.—14. Muller H. Y., A viable two gene defiency, The Journal of Heredity, vol. 26, 1935.—15. Muller H. Y. и Прокофьева А. А., Бельговская и Косиков К. В., Неравный кроссинговер у мутантов Bar как результат удвоения маленького участка хромосомы, Доклад Академии наук СССР, в. 1 (X), № 2 (79), 1936.—16. Muller H. Y. a Prokofyeva A. A., The individual gene in relation to the chromomere and the chromosome, Proc. of the National Academy of S. of the USA, v. 21, No. 1, 1935.—17. Muller H. Y., Prokofyeva A. A. a. Raffel D., Minute intergenic rearrangement as a cause of apparent „gene mutation", Nature, vol. 135, p. 253, February 16, 1935.—18. Меллер Г. Г., Прокофьева А. А., Непрерывность и дискретность наследственного вещества, Доклад Академии наук СССР, т. IV, № 1—2, 1934.—19. Mohr Otto L., A genetic and cytological analysis of a section deficiency involving four units of the X-chromosome in Drosophila melanogaster, Zeit. f. ind. Abst.- u. Vererb., Bd. XXXII, H. 2/3, 1923.—20. Morgan T. H., Bridges C. B., Sturtevant A. H., The genetics of Drosophila, 1925.— 21. Offerman C A., Branched Chromosomes as symmetrical duplications, Journal of Genetics, vol. 32, No. 1, 1936.—22. Painter T. S., New method for the study of chromosome rearrangements and the plotting of chromosome Maps, Science, 78, 585 - 586, 1933.—23. Painter T. S. The morphology of the X-chromosome in salivary Glands of D. m. and a new type of chromosome map for this element, Genetics, 19, 448—469, 1934.— 24. Patterson Y. T., Le hal mutations and deficiencies produced in the X-chromosome of Drosophila melanogaster by X-radiation, The American Naturalist, v. 66, 1932.— 25. Patterson Y. T., A gene for viability in the X-chromosome of Drosophila.—26. Панишин И. Б., Новые доказательства справедливости гипотезы эффекта положения. Доклад Академии наук, т. IV (IX), № 1—2 (70—71), 1935.—27. Sturtevant A. H., The effect of unequal crossing-over at the Bar locus in Drosophila, Genetics, vol. 10, № 1, 1925.—28. Сахаров В. В., Цитологическое изучение деталей половой хромосомы у Drosophila melanogaster, Доклад Академии наук, т. IV (IX), № 1 - 2 (70—71), 1935.— 29. Элленгорн Я., Прокофьева А. А. и Меллер Г. Г., Сложность строения хромомер Drosophila в ультрафиолетовом свете, Доклад Академии наук СССР, т. 1, № 4, стр. 234—241, 1935.

A STUDY OF THE LETHAL MUTATIONS IN LEFT END OF THE SEX-CHROMOSOME IN DROSOPHILA MELANOGASTER

by S. J. Alikhanian

Summary

1. Twenty two lethal and one sterile mutations in the left end of the X-chromosome were obtained by means of X-rays. The region of the X-chromosome studied was limited by deletion D—215 which had 0.2—0.3 units.

2. In order to test the allelomorphism among these 22 lethals an experiment was carried out. Only 8 lethals proved to be allelomorphic. Therefore, the 23 mutations obtained covered only 18 loci.

3. All lethals were localized by means of different deletions, and on the basis of cytological and genetical (allelomorphism) data.

4. 23 mutations and 7 deletions were cytologically studied by Painter's method. Out of 22 mutations only 10 were connected with chromosomal aberrations. Among them were: 8 micro aberrations, 1 translocation and 1 large inversion. The dimensions of 8 deletions were established.

5. The cytological analysis of the letal-15 showed the absence of the so-called «bulbus». On the basis of these data an assumption was made concerning the absence of the duplication in the «bulbus».

6. A new case of viability gene is described. The gene is localized on 0.2 [illegible] — 0.3 [illegible] u. It is connected with a deficiency in the left end of the X-chromosome; its left break has occured between the zero and the 1st disc; the rigth—on the right cage of the «bulbus».

7. The possible number of mutations was established on the basis of data on repeated mutation with the help of Muller's formula. This number amounts to 47. Extrapolating the data of the left end on the whole chromosome by using the comparative mutation rate we obtain the total number for the X-chromosome equal to 1·231.

8. A possibility of further experiments for establishment of the total number of genes in D. melanogaster is discussed.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 2

НЕКОТОРЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НАД ДИНАМИКОЙ БИОЦЕНОЗОВ ПЕРИФИТОНА

Н. П. Смарагдова

Из лаборатории экологии Института зоологии МГУ и Лимнологической станции в Косине

I. ВВЕДЕНИЕ

Обрастание микроскопическими организмами погружаемых в воду стеклянных пластинок и возникающие при этом биоценозы перифитона (терминологию см. у Дуплакова, 1933) представляют исключительно благоприятный материал для освещения некоторых основных проблем биоценологии. Попытка сформулировать эти последние была недавно предпринята Гаузе (1936) и в связи с этим мы не будем здесь подробно останавливаться на предпосылках настоящей работы. Отметим только, что мы стремились применить экспериментальные методы (воздействие на биоценоз путем искусственного удаления некоторых компонентов в процессе роста, влияние градиента внешнего фактора—солености—на формирование биоценоза) в полевой обстановке. Тем самым была создана возможность синтеза методов полевой и лабораторной экологии, плодотворность которого, как нам кажется, не подлежит сомнению.

Местом нашей работы являлось Глубокоозерское отделение Лимнологической станции в Косине. Хорошая изученность микроскопической флоры и фауны Глубокого озера как в систематическом отношении, так и с точки зрения распространенных здесь биоценозов перифитона благодаря работам Карзинкина (1927) и Дуплакова (1933) явилась весьма благоприятной предпосылкой для наших наблюдений и экспериментов.

II. ОПЫТЫ 1935 г.

1. Материал и методика

В опытах нами применялись предметные стекла размером 75×14 мм. Они были вертикально укреплены на резиновой пробке на высоте 50 см от поверхности воды, как это изображено на рис. 1. Две такие установки были погружены в воду 28/V неподалеку от зарослей Equisetum в прибрежной зоне озера. На стеклах для облегчения подсчета тонким алмазным пером были нанесены три системы квадратов, расстояние между центрами которых составляло ровно 23 мм. Площадь внутреннего маленького квадрата составляла 9 мм²

(3×3 мм), а площадь внешнего квадрата 100 мм² (10×10 мм). Подсчеты числа особей на единице поверхности производились под микроскопом; по мере формирования и роста биоценоза некоторые бионты (как это будет отмечено ниже) тщательно удалялись тонкой препаровальной иглой.

2. Экспериментальные данные

Наблюдения над ростом биоценозов производились в переходный период между „весенним“ и „летним“ аспектами обрастания. В связи с этим биоценотические взаимоотношения между отдельными организмами сильно осложнялись сезонными изменениями водоема: постепенное повышение температуры воды неблагоприятно отражалось на холодолюбивых представителях диатомовых и синезеленых водорослей, являвшихся доминантами биоценоза. В течение первых 15 дней работы средняя температура воды составляла 14,4°, а в течение последующих 10 дней 20,6°.

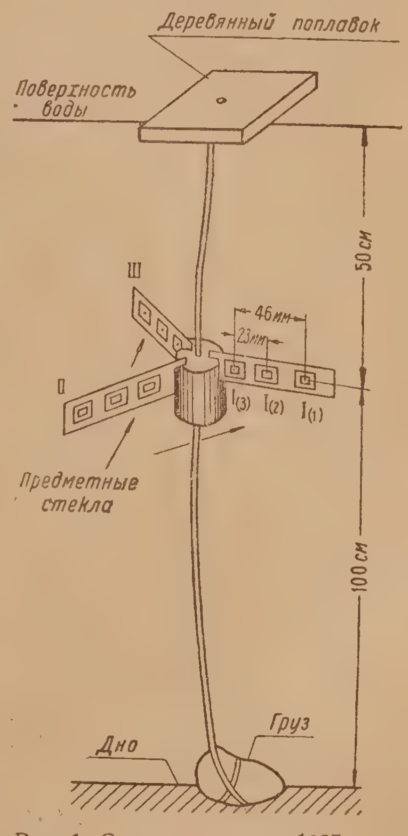


Рис. 1. Схема установки 1935 г.

Данные по количественному учету населения стекол приведены на рис. 2 и 3, и при обсуждении их мы можем отметить следующие моменты.

а) Иммиграционный градиент

В связи с особенностями закрепления стекол на установке (рис. 1) имел место резко выраженный градиент начального заселения стекла бионтами. Частота попадания различных организмов была значительно большей на периферических квадратах (I_1, II_1) и закономерно понижалась по направлению к месту закрепления стекол. Наличие иммиграционного градиента характерно для незрелого биоценоза; градиент постепенно сглаживается и, наконец, полностью исчезает по мере полного заполнения стекла микроорганизмами и их смыкания друг с другом. Этот процесс отчетливо виден на кривых, приведенных на рис. 2, *a*, *d*. Сопоставление темпа нарастания общей плотности популяции на первом и третьем крадратах показывает, что значительное вначале отставание общей плотности на третьем (внутреннем) квадрате сглаживается к 22—25-му дню. Тот же самый вывод следует и из сопоставления координат пространственного положения стекла (расстояние в миллиметрах центра данного квадрата от центра квадрата третьего) с плотностью популяции на 8-й и на 22—25-й день роста (рис. 2, *cd*). Совпадающие данные получаются для стекол №№ 1 и 2 установки № 1. С общей точки зрения представляет интерес, что отчетливое отражение на структуре биоценоза моментов, связанных с характером попадания организмов извне, характеризует незрелость биоценоза. В этом смысле имеет место параллель

биоценоза—обрастания с ассоциациями наземной растительности, изучаемыми ботаниками.

Обращаясь к градиенту распределения отдельных организмов, интересно остановиться на Cymbella и Gomphonema, которых можно объединить в одну экологическую группу диатомовых со стебель-

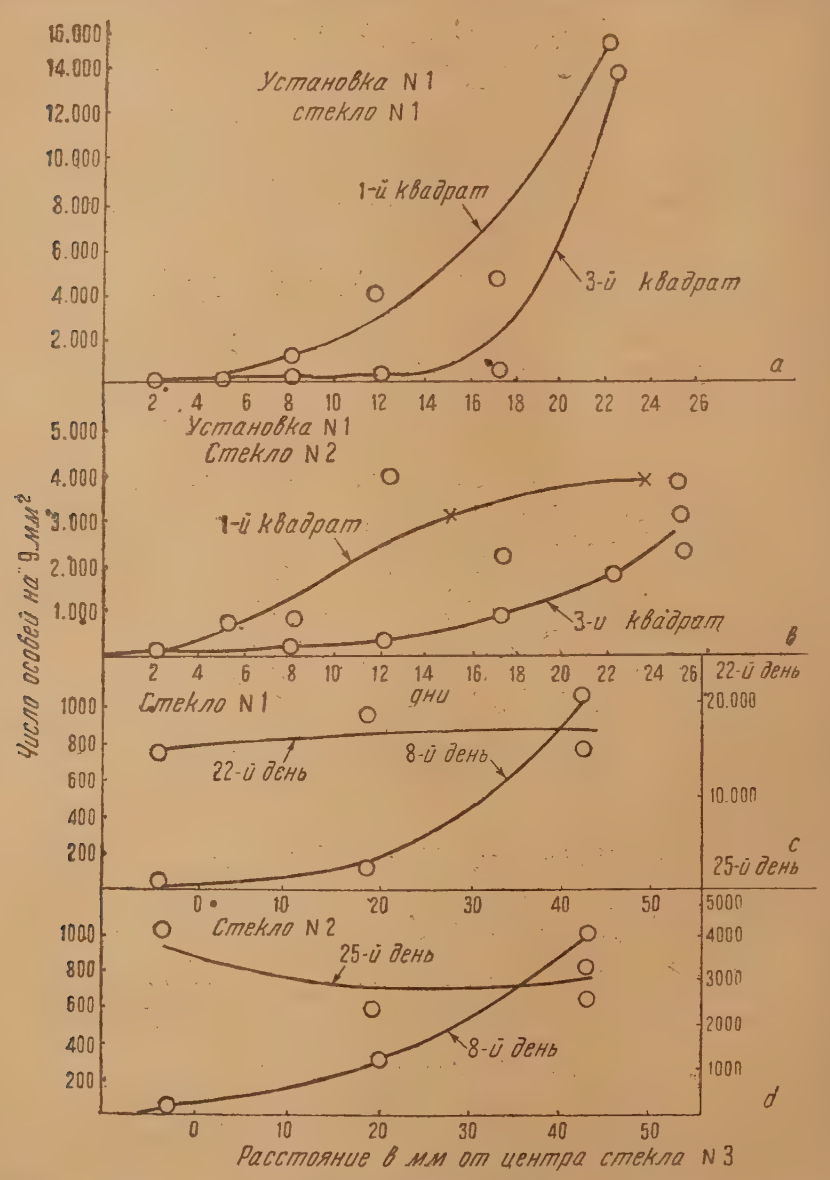


Рис. 2. Кривые роста плотности популяции организмов перифитона на различных участках стекла

чатым прикреплением к субстрату. Как показывает рис. 3, *а*, в незрелом биоценозе (на 8-й день) плотность Cymbella -Gomphonema повышается от центра к периферии стекла вполне параллельно общему иммиграционному градиенту всей популяции. Таким образом, большая концентрация Cymbella—Gomphonema у внешнего края стекла связана с большей частотой попадания и легкостью закреп-

ления на стекле в этой зоне. Полная противоположность этому имеет место в зрелом биоценозе на 17-й день развития. Так как большая густота популяции достигается раньше всего у внешнего края стекла, то мало устойчивые (в условиях повышающейся температуры воды) Cymbella – Gomphonema здесь быстрее всего вытесняются, сохраняясь в относительно большей концентрации во внутренней части. Таким образом, имеет место обращение градиента, который теперь оказывается связанным с биоценотическими моментами. Следует отметить также, что в связи со сложностью обста-

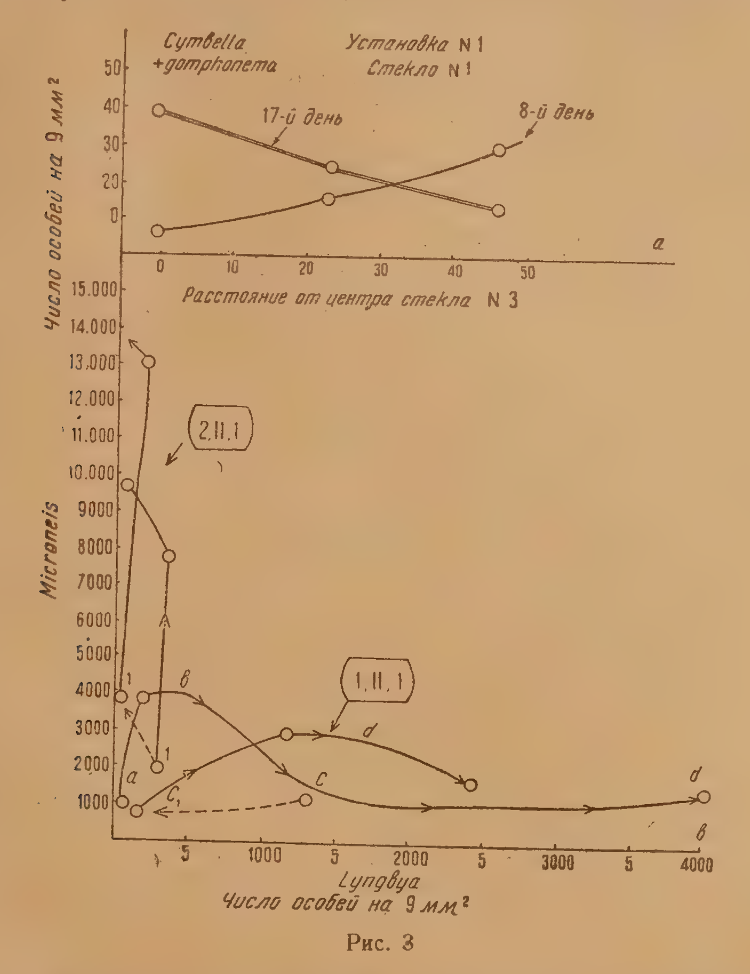


Рис. 3

новки и эфемерным характером вхождения в биоценоз группы Cymbella – Gomphonema отмеченная нами закономерность имела место не во всех сериях наблюдений.

б) Взаимодействие Micronеis и Lyngbya

Доминантами биоценоза с точки зрения захвата ими поверхности стеклянной пластинки являлись, несомненно, диатомея Microneis microcephala и синезеленая водоросль Lyngbya. В связи с этим при смыкании обрастания и недостатке места эти два организма вступили во взаимоотношение друг с другом.

Характер этого взаимодействия был весьма сложным уже в связи с тем, что холодолюбивая Lyngbya (см. Дуплаков, 1933), будучи

весьма стойкой вначале, сильно снизила свою жизнеспособность в результате потепления воды в озере. Однако экспериментальное вмешательство в развитие биоценоза (искусственное понижение концентрации Lyngbya путем ее частичного удаления с пластинки) не оставляет никаких сомнений в наличии антагонизма между Microneis и Lyngbya.

Рис. 3, *b* представляет результаты двух таких опытов с разреживанием популяции. В первом опыте (установка 2, стекло II) Lyngbya была сильно ослаблена и дело шло к ее полному вытеснению Microneis. В этом случае еще большее ослабление Lyngbya путем ее дополнительного разреживания (перемещение из точки I в точку II; рис. 3) позволило Microneis достигнуть относительно более высокой плотности. Во втором опыте (установка I, стекло II) стойкая Lyngbya сильно угнетала рост Microneis, сталкивая и закрывая его. Кривая *a b c d* (рис. 3) показывает, как Microneis, разрастаясь вначале, стал в дальнейшем угнетаться Lyngbya, достигая некоторого временно устойчивого состояния (*d*), в котором биоценоз представляет собой сетку из Lyngbya, в отдельные просветы которой был вкраплен Microneis. При искусственном выведении биоценоза из этого состояния путем разреживания Lyngbya (перемещение из c в c_1) сперва имел место рост Microneis, а затем снова частичное вытеснение его Lyngbya с возвращением к прежнему состоянию (кривая c^1, d^1). Таким образом, здесь имела место (в течение небольшого отрезка времени) некоторая регуляция состава биоценоза.

в) Опыты в лаборатории

Стекла были укреплены с помощью кнопок на горизонтально расположенной деревянной доске; эта последняя была закреплена в озере с помощью кола на глубине 50 см и на расстоянии 25 см от поверхности воды. После трехдневного пребывания в озере при 16° стекла помещались в пробирки с ежедневно сменяемой (профильтрованной через фильтр иенского стекла и не содержащей новых проростков) озерной водой и сохранялись в термостате при 28°.

Представляет интерес имевшее место в одной из серий сильное развитие Amoeba limax, поглощавшей еще не достигшего предельной плотности Microneis. Освобождаемое последним место начал занимать Cosmarium Regnellii. Питание амеб носило такой характер, что они не уничтожали Microneis до самого конца; значительно разрядив его в одном месте, они переползали вслед за этим на соседний участок.

III. ОПЫТЫ 1936 г.

1. Материал и методика

В опытах 1936 г. были применены установки иного типа. На кол длиной около 1 м набивалась сверху горизонтальная дощечка размером 13×25 см, на которую кнопками прикреплялись пронумерованные стекла размером 75×14 мм. Кнопки перед опытом были покрыты смесью парафина и вазелина во избежание появления на них ржавчины. На стеклах для облегчения подсчета были начерчены алмазным пером квадраты „большие“, „средние“ и „малые“ (рис. 4).

Рис. 4. Стекло в опытах 1936 г. с начерченными на нем квадратами

Подсчет приходилось вести главным образом на „средних“ квадратах, так как население на стеклах оказалось довольно плотным.

В некоторых случаях приходилось пользоваться и „малыми“ квадратами. Площадь „среднего“ квадрата равна 9 мм², площадь „малого“ — 2,25 мм². В тех случаях, когда наиболее интересный для наблюдения участок находился вне начерченных нами квадратов, подсчет производился, исходя из поля зрения микроскопа, и результат пересчитывался на площадь, равную 9 мм². Установки были поставлены в зарослях Equisetum на глубине 1 м (рис. 5).



Рис. 5. Схема установки 1936 г.

Исследование производилось в июне — июле 1936 г. При этом было изучено: 1) влияние градиента солености на формирование биоценоза и 2) закономерности взаимодействия между бионтами.

Опыты по первому разделу заключались в следующем. Стекла описанным выше способом опускались в озеро и оставались там от 12 до 18 дней, пока население на них не становилось достаточно плотным. Затем стекла вынимались, просчитывалось число поселившихся на них разных видов растений и животных (на „средних“ квадратах) и они опускались в пробирки с водой разной солености, оставаясь до конца опыта в лаборатории. Среда в пробирках сменялась ежедневно и ее объем составлял 15 см³.

Градиент солености был принят от 0,033 до 0,8% соли в озерной воде, причем в одних опытах была применена морская соль неизвестного происхождения, а в других — соль, привезенная с Каспийского моря. В дальнейшем мы будем первую из этих солей называтьпросто „морская соль“, вторую „каспийская соль“.

Поставлено было 4 опыта:

Опыт № 2 градиент солености	0;	0,1;	0,2;	0,3	0,4;	0,5%	морской соли
„ № 3 „ „	0;	0,2;	0,4;	0,6;		0,8%	» „
„ № 4 „ „	0;	0,2;	0,4;	0,6;		0,8%	каспийской „
„ № 6 „ „	0;	0,33;	0,067;			0,1%	морской „

Все эти растворы приготавливались, исходя из 10% раствора той или другой соли, приготовленного на профильтрованной через бактериальный фильтр озерной воде. Для разведения исходного 10% раствора соли для опыта употреблялась нефильтрованная озерная вода.

После помещения стекол в солевые растворы через определенные промежутки времени производился подсчет населения на стекле.

Опыты по второму разделу состояли в том, что в момент смыкания биоценоза мы частично удаляли тех или других бионтов, изменяя тем самым соотношения между ними, и путем периодических подсчетов следили за тем, какое влияние оказывает такое изменение количественных соотношений между концентрациями бионтов на структуру биоценоза. Стекла при этом все время сохранялись в озере.

Для подсчета мы приносили их в лабораторию в пробирках с озерной водой и по окончании подсчетов тотчас же ставили обратно в озеро.

Таблица 1. Влияние морской соли на рост перифитона. Опыт № 2. Плотность популяции на 9 мм²

Вид	Концентрация соли в %	Плотность популяции						Рост вида по отношению к исходной его величине перед помещением в солевые растворы					
		3.VII[1]	5.VII	7.VII	9.VII	11.VII	13.VII	перед помещением в раствор	через 2 дня	через 4 дня	через 6 дней	через 8 дней	через 10 дней
Microneis (диатомовые)	0	103	109,5	256,5	350	437	489,5	1	1,06	2,49	3,40	4,24	4,75
	0,1	850	785	848	704	536	248	1	0,92	0,99	0,83	0,63	0,29
	0,2	3 888	3 560	3 256	1 752	960	512	1	0,92	0,84	0,45	0,25	0,13
	0,3	510	280	376	72	4	—	1	0,55	0,73	0,14	0,08	0
	0,4	3 216	2 600	2 296	2 392	484	72	1	0,81	0,71	0,74	0,15	0,02
	0,5	398	230	448	428	298	86	1	0,58	1,13	1,07	0,75	0,22
Lyngbya (синезеленые)	0	32,5	58,5	47	67,5	64	39	1	1,80	1,45	2,08	1,97	1,20
	0,1	16	16	29	28	24	36,5	1	1	1,81	1,75	1,50	2,28
	0,2	18	32,5	26	36	64,5	72	1	1,81	1,44	2,00	3,58	4,00
	0,3	17,5	22,5	40,5	45,5	35,5	31	1	1,29	2,31	2,60	2,03	1,77
	0,4	10,5	14	29	40	30,5	31	1	1,33	2,76	3,81	2,90	2,95
	0,5	16,5	11,5	15,5	10,5	5,5	6,5	1	0,69	0,94	0,64	0,33	0,39
Gomphosphaeria (синезеленые планктонные)	0	17	9,25	8,5	11,25	10,25	7,75	1	0,54	0,50	0,66	0,60	0,45
	0,1	34,5	39	36,5	7	6	5	1	1,13	1,06	0,19	0,17	0,14
	0,2	28	31	22,5	9	4,5	3	1	1,11	0,80	0,32	0,16	0,11
	0,3	23	22	21	15	8,5	9,5	1	0,95	0,91	0,65	0,37	0,41
	0,4	15	15	6	6	2	—	1	1	0,40	0,40	0,13	0
	0,5	20	17	5	4,5	2	—	1	0,85	0,25	0,22	0,10	0
Зеленые водоросли (все вместе)	0	35,75	29,75	44,25	28,5	32	34	1	0,83	1,24	0,80	0,89	0,95
	0,1	46,5	38,5	28,5	26	27	14	1	0,83	0,61	0,56	0,58	0,30
	0,2	44,5	41,5	49	43,5	43,5	41	1	0,93	1,10	0,98	0,98	0,92
	0,3	35,5	15	21	6,5	5	4	1	0,42	0,59	0,18	0,14	0,11
	0,4	78,5	62	40	21	3,5	2	1	0,78	0,51	0,27	0,04	0,02
	0,5	37,2	27,5	24,5	13,5	4	1,5	1	0,73	0,66	0,36	0,11	0,04
Животные (все вместе)	0	1,75	2,5	1,25	0,75	1,75	0,5	1	1,43	0,71	0,43	1	0,29
	0,1	—	1,5	1	3,5	2,5	1	1	1,5	1	3,5	2,5	1
	0,2	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	1	1	1	1	1	1
	0,3	—	—	—	—	—	—	1	0	0	0	0	0
	0,4	—	—	—	—	—	—	1	0	0	0	0	0
	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	1	1	1	1	1	1

[1] Подсчет 3.VII произведен перед помещением в солевые растворы.

Всего по изучению закономерностей взаимодействия между бионтами было проведено три опыта:

В опыте № 1 мы удаляли из обрастания: 1) Apiocystis, 2) Chlorobotris, 3) Apiocystis и Chlorobotris, 4) Coleochaete и Stigeoclonium, 5) Lyngbya и Microneis, 6) Microneis, 7) Lyngbya.

В опыте № 5 — Lyngbya и Microneis.

В опыте № 7 — Lyngbya и Microneis.

В опытах №№ 1 и 5 производились периодические подсчеты плотности популяции, а в опыте № 7 сверх этого было сделано несколько зарисовок одной и той же площадки по мере обрастания стекла.

Подсчеты во всех опытах были сделаны под микроскопом Reichert с окуляром IV и объективом 3. При подсчете Microneis и клеток в колониях Chlorobotris (в опыте № 5) применялась окулярная сетка.

Доминантами в обрастаниях 1936 г. были диатомовые Microneis и синезеленые водоросли Lyngbya. Зеленых водорослей было сравнительно мало. Животные компоненты также встречались редко.

Таблица 2. Влияние морской соли на рост перифитона. Опыт № 3. Плотность популяции на 9 мм²

Вид	Концентрация соли в %	Плотность популяции			Рост вида по отношению к исходной его величине перед помещением в солевые растворы		
		14.VII[1]	17.VII	22.VII	подсчет перед помещением в раствор	через 3 дня	через 8 дней
Microneis	0	250	682	2 656	1	2,73	10,62
	0,2	696	480	74	1	0,69	0,11
	0,4	202	158	20	1	0,78	0,10
	0,6	728	504	496	1	0,69	0,85
	0,8	582	426	240	1	0,73	0,41
Прочие диатомовые Epithemia, Cocconeis	0	5	5	7,5	1	1	1,5
	0,2	10	2,5	0,5	1	0,25	0,05
	0,4	6	5	—	1	0,83	0
	0,6	4	0,5	—	1	0,12	0
	0,8	2,5	0,5	—	1	0,20	0
					1		
Lyngbya	0	49	51	94	1	1,04	1,92
	0,2	106	144	180	1	1,36	1,70
	0,4	100	78	146	1	0,78	1,46
	0,6	76	62	48	1	0,81	0,63
	0,8	114	56	21	1	0,49	0,18
Прочие синезел. (планкт.) Gomphosphaeria, Aphanizomenon	0	35	25	8	1	0,71	0,23
	0,2	31,5	12,5	4	1	0,40	0,13
	0,4	47,5	19	0,5	1	0,40	0,01
	0,6	42,5	17,5	—	1	0,41	0
	0,8	44	14	—	1	0,32	0
Зеленые водоросли	0	12	15,5	3	1	1,29	0,25
	0,2	21	17	9,5	1	0,81	0,45
	0,4	48,5	23,5	6	1	0,48	0,12
	0,6	16	4	0,5	1	0,25	0,03
	0,8	29	14	1	1	0,48	0,03
Животные	0	5,5	5	—	1	0,91	0
	0,2	2,5	—	—	1	0	0
	0,4	10,5	2	—	1	0,19	0
	0,6	1	—	—	1	0	0
	0,8	—	—	—	1	0	0

[1] Подсчет 14.VII произведен перед помещением в растворы морской соли.

Для Microneis подсчитывалось число клеток.

„ Lyngbya „ „ нитей.

„ зеленых водорослей подсчитывалось число колоний (для многоклеточных)

„ „ „ „ клеток (для одноклеточных)

„ животных подсчитывалось число особей (независимо от того, многоклеточные они или одноклеточные)

Таблица 3. Влияние каспийской соли на рост перифитона. Опыт № 4
Плотность популяции на 9 мм²

Вид	Концентрация соли в %	Плотность популяции			Рост вида по отношению к исходной его величине перед помещением в солевые растворы		
		14.VII[1]	17.VII	22.VII	подсчет перед помещением в раствор	через 3 дня	через 8 дней
Microneis	0	632	1 344	1 824	1	2,12	2,88
	0,2	696	512	2,5	1	0,73	0,004
	0,4	664	424	—	1	0,64	0
	0,6	488	304	—	1	0,62	0
	0,8	736	448	—	1	0,61	0
Прочие диатомовые (Epithemia, Cocconeis)	0	6,5	8,5	16	1	1,31	2,46
	0,2	4	3,5	3,5	1	0,87	0,87
	0,4	4,5	1,5	4,5	1	0,33	1
	0,6	4	2,5	1	1	0,62	0,25
	0,8	5	2	0,5	1	0,40	0,10
Lyngbya	0	23	33,5	96,5	1	1,45	4,19
	0,2	74	94	200	1	1,27	2,70
	0,4	80	86	180	1	1,07	2,25
	0,6	74	28	24,5	1	0,38	0,33
	0,8	70	21,5	14,5	1	0,31	0,21
Прочие синезеленые (Gomphosphaeria, Aphanizomenon)	0	40,5	29	21	1	0,71	0,52
	0,2	33,5	33,5	6,5	1	1	0,19
	0,4	37,5	16,5	3	1	0,44	0,08
	0,6	33	12	2,5	1	0,36	0,07
	0,8	71,5	26	1,5	1	0,36	0,02
Зеленые водоросли	0	25,5	22	9	1	0,86	0,35
	0,2	25,5	18,5	8,5	1	0,72	0,33
	0,4	20,5	7	2,5	1	0,34	0,12
	0,6	31,5	8,5	1	1	0,27	0,03
	0,8	22,5	5,5	0,5	1	0,24	0,02
Животные	0	3,7	10	1,5	1	2,70	0,41
	0,2	—	0,5	—	1	0,5	0
	0,4	1,5	—	—	1	0	0
	0,6	0,5	—	—	1	0	0
	0,8	1	—	—	1	0	0

2. Влияние градиента солености на формирование биоценоза

Результаты опытов по изучению влияния градиента солености на формирование биоценоза мы приводим в табл. 1, 2, 3 и 4.

При обработке материала мы объединили некоторые компоненты биоценоза, так как особей каждой отдельной систематической единицы было очень немного. Это относится:

[1] Подсчет 14.VII произведен перед помещением в растворы каспийской соли.

1) к зеленым водорослям, в число которых вошли Apiocystis, Chlorobotris, Stigeoclonium, Coleochaete, Scenedesmus, Cosmarium, Spirogyra, Bulbochaete, Oedogonium;

2) к некоторым диатомовым, куда вошли Epithemia, Cocconeis;

3) к синезеленым планктонным формам: Gomphosphaeria, Aphanisomenon, которые для нас мало интересны, так как они не росли на стекле, а падали на него сверху и легко смывались;

4) к животным организмам, из которых у нас встречались сувойки, коловратки, Stentor, Ceratium, Turbellaria.

Данные для Microneis и Lyngbya, как преобладающих в биоценозе, выделены особо.

Таблица 4. Влияние морской соли на рост перифитона. Опыт № 6. Плотность популяции на 9 мм²

Вид	Концентрация соли в %	Плотность популяции			Рост вида по отношению к исходной его величине перед помещением в солевые растворы		
		17.VII[1]	21.VII	26.VII	подсчет перед помещением в раствор	через 2 дня	через 7 дней
Microneis	0	3 008	4 416	6 240	1	1,47	2,07
	0,033	1 728	2 560	2 816	1	1,48	1,63
	0,067	1 504	2 048	2 240	1	1,36	1,49
	0,1	3 920	3 968	2 976	1	1,01	0,76
Прочие диатомовые (Epithemia, Cocconeis)	0	20,5	25	41	1	1,22	2
	0,033	6	13	41	1	2,17	6,83
	0,067	6	9,5	18,5	1	1,58	3,08
	0,1	10	19,5	11	1	1,95	1,10
Lyngbya	0	15,5	29,5	60	1	1,90	3,87
	0,033	40,5	36	41	1	0,89	1,01
	0,067	96	76	96	1	0,79	1
	0,1	30	34	174	1	1,13	5,80
Прочие синезеленые планктонные (Gomphosphaeria, Aphanizomenon)	0	68	29,5	2,5	1	0,43	0,04
	0,033	86	39	7,5	1	0,45	0,09
	0,067	62,5	32,5	10	1	0,52	0,16
	0,1	64,5	28,5	22,5	1	0,44	0,35
Зеленые водоросли	0	13	7	0,5	1	0,54	0,04
	0,033	13,5	7,5	2	1	0,55	0,15
	0,067	12	10,5	5,5	1	0,87	0,46
	0,1	7,5	7	4,5	1	0,93	0,60
Животные	0	1	—	—	1	0	0
	0,033	—	—	—	1	0	0
	0,067	1	2	1	1	2	1
	0,1	—	—	—	1	0	0

В таблицах приведены абсолютные результаты опытов и вычисленные на основании этого материала относительные данные, которые показывают рост отдельных видов в средах, содержащих морскую или каспийскую соль в различных концентрациях. За единицу здесь принято число клеток или колоний того или иного вида перед помещением стекол в солевые растворы. На основании полученных относительных величин вычерчены приводимые ниже графики.

[1] Подсчет 17.VII произведен перед помещением в солевые растворы.

а) Влияние градиента солености на рост Microneis

На рис. 6 приведены результаты опыта № 3 по влиянию градиента солености на Microneis.

Здесь на оси ординат отложено число Microneis по отношению к контролю (подсчету перед помещением в растворы соли, принятому за единицу) (жирная линия), а по оси абсцисс—концентрация морской соли (в процентах) в озерной воде. Сплошная линия показывает относительное число Microneis в различных растворах соли в первые дни опыта (через 2—3 дня), а пунктирная линия—через 7—8 дней. Во всех опытах рост Microneis с повышением солености угнетался, причем в первые дни опыта это угнетение было сравнительно слабым, но с течением времени подавляющее действие соли на рост Microneis усиливалось. При градиенте солености от 0 до 0,1% морской соли подавление роста Microneis невелико и лишь после 0,1% оно резко усиливается. Действие каспийской соли зна-

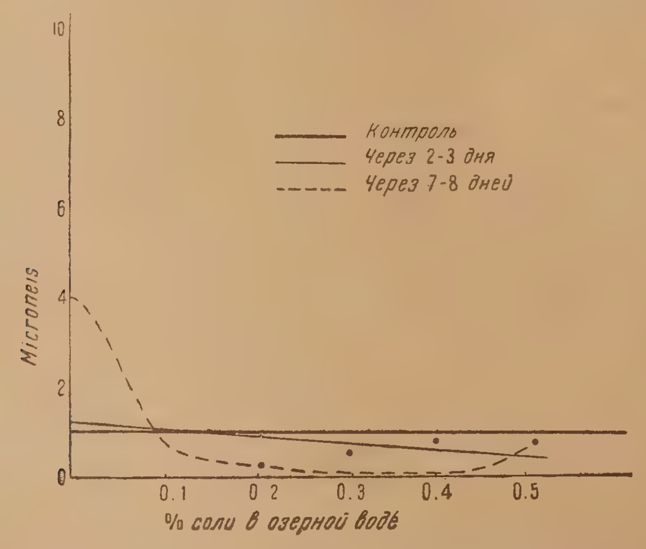


Рис. 6. Начальная и конечная реакции Microneis на градиент солености (опыт № 2, морская соль). По оси ординат отложено число Microneis по отношению к контролю, принятому за единицу, по оси абсцисс — процент соли к озерной воде

чительно сильнее действия морской соли. Так, в конечном итоге рост Microneis был подавлен при 0,2% каспийской соли почти на 100%, в то время как при 0,2% морской соли всего лишь на 89% (табл. 2 и 3).

Еще резче подавляющее влияние солей на рост Microneis выступает при сравнении относительных кривых роста Microneis, вычерченных на основании данных опыта № 2, где наблюдения велись в течение 10 дней через каждые двое суток (цифровые данные см. на табл. 1).

На рис. 7 показан рост Microneis в средах разной концентрации морской соли по отношению к исходному их числу в начале опыта. По оси ординат отложено число Microneis на единицу контроля, а по оси абсцисс—дни наблюдений.

Здесь совершенно отчетливо видно, что, в то время как в контрольной культуре в чистой озерной воде Microneis с течением вре-

мени увеличиваются в числе, в средах с содержанием того или другого количества морской соли они постепенно отмирают.

б) Влияние градиента солености на рост Lyngbya

Совершенно иной тип реагирования на градиент солености имеет место у Lyngbya.

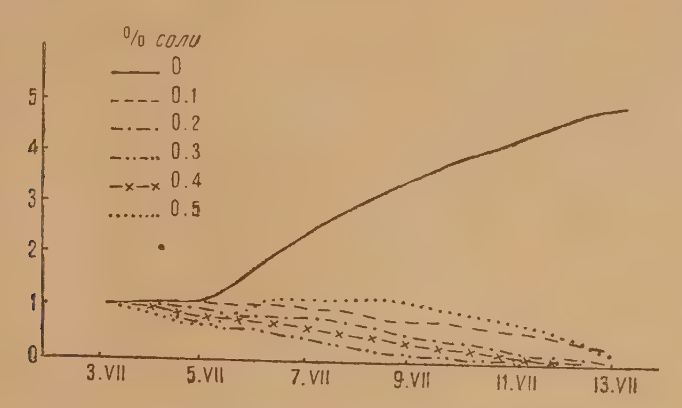


Рис. 7. Рост Microneis в средах разной концентрации морской соли (опыт № 2). По оси ординат отложено число Microneis по отношению к исходному их числу в начале опыта, принятому за единицу, по оси абсцисс даты наблюдений

На рис. 8 приведены кривые начальной и конечной реакции Lyngbya на градиент солености, построенные тем же способом, как и для Microneis. В первые дни жизни в соленых средах рост Lyngbya, так

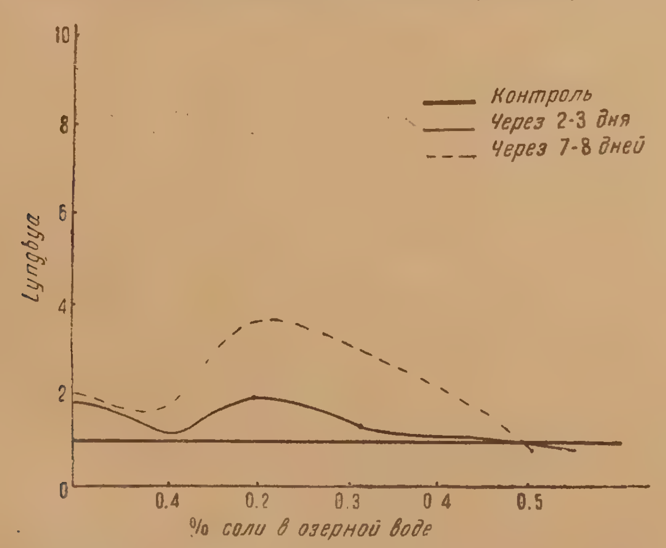


Рис. 8. Начальная и конечная реакции Lyngbya на градиент солености (опыт № 2, морская соль). По оси ординат отложено число Lyngbya по отношению к исходному их числу в начале опыта, по оси абсцисс — процент соли в озерной воде

же как и рост Microneis, подавляется с повышением концентрации соли, хотя и не в такой сильной степени, как у последних. С течением времени угнетающее действие солей ослабевает и при некото-

рых средних концентрациях Lyngbya начинает приспосабливаться к слабосоленой среде и растет, чего у Microneis мы не наблюдали.

Рост Lyngbya в культурах разной солености приведен на рис. 9. Кривые здесь построены так же, как для Microneis, на рис. 7, т. е. по оси ординат отложено число Lyngbya на единицу контроля, а по оси абсцисс—дни наблюдений.

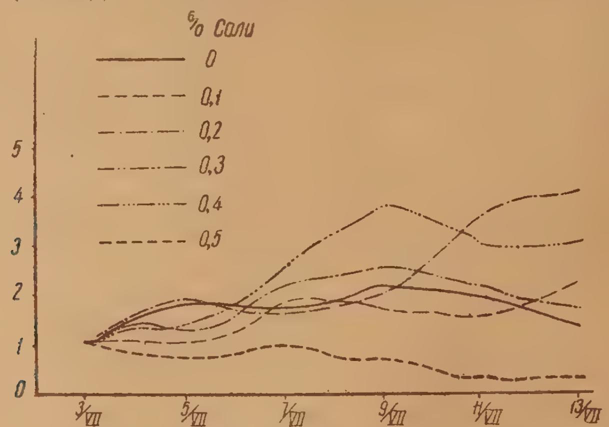


Рис. 9. Рост Lyngbya в средах разной концентрации морской соли (опыт № 2). По оси ординат отложено число Lyngbya по отношению к исходному их числу в начале опыта, принятому за единицу, по оси абсцисс — даты наблюдений

За единицу (контроль) здесь попрежнему принято число Lyngbya в культуре на площади 9 мм перед началом опыта. Для каждой культуры, таким образом, был свой контроль.

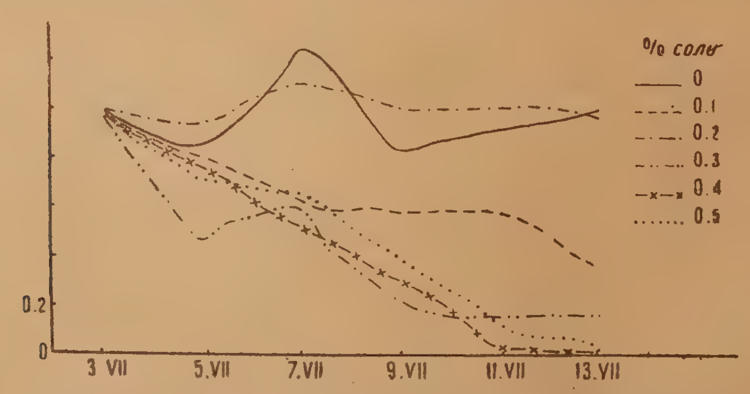


Рис. 10. Рост зеленых водорослей в средах с различной концентрацией морской соли (опыт № 2). По оси ординат отложено число зеленых водорослей по отношению к исходному их числу в начале опыта, принятому за единицу, по оси абсцисс—даты наблюдений

На рисунке видно, что во всех средах, за исключением среды, содержащей 0,5% морской соли, Lyngbya росла почти одинаково с контрольной средой, не содержащей соли, а в некоторых случаях даже лучше.

Это показывает, что Lyngbya в отличие от Microneis может приспособиться к измененной среде.

в) Влияние градиента солености на рост зеленых водорослей

Зеленые водоросли в наших опытах встречались редко. Аналогично Microneis они не показали способности приспособляться к соленой среде. Рост их был подавлен в соленых средах, но подавление это было более слабым по сравнению с тем, что имело место у Microneis (рис. 10).

г) Влияние градиента солености на прочих водорослей и животных, встречающихся в опытах 1936 г.

В связи с небольшим материалом трудно сделать достоверные заключения о характере влияния градиента солености на других диатомовых и синезеленых водорослей (кроме Lyngbya) и на животных. Просматривая табл. 1, 2, 3 и 4, мы можем сказать, что почти везде рост перечисленных групп был подавлен в соленых средах.

д) Выводы

При изучении влияния градиента солености на формирование биоценоза мы обнаружили два типа реагирования различных компонентов на градиент солености.

1. Тип Microneis, рост которого сильно подавляется с повышением содержания морской соли в среде, причем с течением времени это подавление усиливается и ведет к полному исчезновению Microneis из биоценоза. Аналогично реагировали на градиент солености и зеленые водоросли.

2. Тип Lyngbya, которая подавляется в первые дни роста в новой среде, но в дальнейшем обнаруживает явление постепенного привыкания к солености и при некоторых концентрациях растет даже лучше, чем в контроле.

Интересно отметить, что у обоих типов начальной реакцией на повышение солености является угнетение роста и лишь в дальнейшем четко диференцируются два типа реагирования на изменение внешнего фактора.

3. Закономерность взаимодействий между бионтами

При описании методики опытов уже было отмечено, что закономерности взаимодействия между бионтами изучались путем разреживания компонентов обрастания в момент смыкания их друг с другом.

а) Результат ослабления в биоценозе Microneis и Lyngbya

Три опыта, в которых одновременно удалялись Microneis и Lyngbya, показали, что популяция Microneis в разреженном биоценозе растет лучше, чем в контроле. Численный рост Lyngbya вскоре после разреживания несколько превышает таковой в контроле, в дальнейшем же Lyngbya постепенно исчезает, уступая свое место Microneis. Влияние удаления Microneis и Lyngbya на рост зеленых водорослей не всегда оказывается положительным. В одних случаях они вскоре после разреживания увеличиваются в числе против контроля (опыт № 5), в других же случаях влияние разреживания почти не сказывается на росте зеленых водорослей и их отношение к контролю в течение опыта мало изменяется (опыт № 1).

В табл. 5 и 6 приведены данные опытов № 1 и № 5. Числа показывают плотность популяции различных видов на площади 9 мм^2.

В таблицах приведены, с одной стороны, абсолютные результаты опытов, с другой—данные по относительному росту популяций,

которые мы получили, приняв соответствующие числа контроля в каждом случае за единицу.

Контрольные цифры, общие для табл. 5, 8, 9, 10, 11, 12 и 13, приведены на табл. 14.

Таблица 5. Влияние удаления Microneis и Lyngbya на их численный рост, численный рост зеленых водорослей и животных компонентов (опыт № 1). Плотность популяции на 9 мм²

	Группы видов, встречающихся в обрастании	2/VII до разреживания	2/VII после разреживания	4/VII	6/VII	8/VII	10/VII	12/VII
Абсолютные величины	Microneis	380	126	352	488	1 040	1 184	660
	Lyngbya	456	74	82	90	344	144	14
	Зеленые водоросли	106,44	101,44	74,44	54,40	78	20	34
	Животные	1	—	—	—	—	—	—
Относительные данные при контроле, принятом за единицу	Microneis	0,22	0,07	0,30	0,45	0,87	1,77	2,70
	Lyngbya	3,96	0,64	0,50	0,52	2	1,00	0,12
	Зеленые водоросли	3,52	3,35	3,04	2,38	3,52	2,03	4,41
	Животные	1	—0	0	0	0	0	0

Таблица 6. Влияние удаления Microneis и Lyngbya на их численный рост, численный рост зеленых водорослей и прочих компонентов (опыт № 5). Плотность популяции на 9 мм²

	Группы видов, встречающихся в обрастании	16/VII до разреживания	16/VII после разреживания	18/VII	20/VII	24/VII	27/VII
Опыт	Lyngbya	22,6	2,5	123,5	78,5	86,8	17,9
	Microneis	22,99	563	3 397	2 919	2 493	2 098
	Прочие диатомовые	9,1	2,5	11,0	5,8	10,8	1,3
	Зеленые водоросли	592,1	441,3	922	399,8	273,3	54,8
Контроль	Lyngbya	51,5	Не разреживались	95	54	32,8	25,1
	Microneis	2 405		3 705	2 725	1 168	670
	Прочие диаматовые	8,3		9,1	15,4	5,2	5,2
	Зеленые водоросли	482, 5		594,2	278,9	37,2	14,1
Относительные данные при контроле, принятом за единицу	Lyngbya	0,44	0,05	1,30	1,45	2,65	0,71
	Microneis	0,95	0,23	0,92	1,07	2,13	3,13
	Прочие диатомовые	1,09	0,3	1,21	0,37	2,07	0,26
	Зеленые водоросли	1,23	0,92	1,55	1,43	7,34	1,27

На табл. 5 и 6 приведены данные о росте Microneis, Lyngbya и зеленых водорослей на разреженных участках при контроле, принятом за единицу.

Третий опыт (№ 7) удаления Microneis и Lyngbya, где периодически производились зарисовки обрастания стекла до и после разреживания, показал также, что удаление Microneis и Lyngbya (а попутно и детрита) вызывало тотчас после разреживания усиленный рост популяции этих водорослей в биоценозе (рис. 11).

Подсчет числа экземпляров Microneis и Lyngbya в этом опыте произведен по зарисовкам. Данные перечислены на площадь 9 мм² и приведены в табл. 7.

Для иллюстрации мы приводим также зарисовки одной из учетных площадок стекла, где проводилось разреживание.

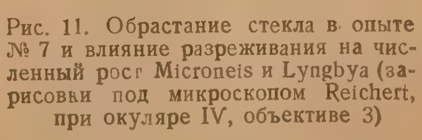


Рис. 11. Обрастание стекла в опыте № 7 и влияние разреживания на численный рост Microneis и Lyngbya (зарисовки под микроскопом Reichert, при окуляре IV, объективе 3)

Таблица 7. Влияние разреживания Microneis и Lyngbya на их численный рост на площади 9 мм² (опыт № 7). Подсчет по зарисовкам

		27/VII до разреживания	27/VII после разреживания	30/VII
Опыт	Lyngbya	189	153	418
	Microneis	2 520	1 228	4 817
Контроль	Lyngbya	345	Не разреживались	329
	Microneis	1 444		1 268
Относительные данные при контроле, принятом за единицу	Lyngbya	0,54	0,44	1,27
	Microneis	1,74	0,85	3,80

Таблица 8. Влияние удаления из биоценоза Microneis на их численный рост, рост зеленых водорослей и Lyngbya (опыт № 1). Плотность популяции на 9 мм²

	Группы видов, встречающиеся в обрастании	2/VII	4/VII	6/VII	8/VII	10/VII	12/VII
Абсолютные величины	Microneis	64	176	116	76	40	32
	Lyngbya	92	160	132	44	60	12
	Зеленые водоросли	15	13	44	40	24	24
Относительные числа при контроле, принятом за единицу	Microneis	0,03	0,15	0,11	0,06	0,06	0,13
	Lyngbya	0,80	0,99	0,76	0,26	0,42	0,10
	Зеленые водоросли	0,49	0,53	1,92	1,80	2,43	3,12

Удаление только одних Lyngbya оказалось благоприятным для роста Microneis, в то время как сами Lyngbya исчезли из биоценоза совершенно. На росте зеленых водорослей удаление Lyngbya отразилось слабо. Данные этого опыта приведены в табл. 9.

Таблица 9. Влияние удаления из биоценоза Lyngbya на их собственный численный рост Microneis, зеленых водорослей и животных. Плотность популяции на 9 мм²

	Группы видов встречающихся в обрастании.	2/VII	4/VII	6/VII	8/VII	10/VII	12/VII
Абсолютные величины	Microneis	844	1 282	1 072	1 248	1 344	768
	Lyngbya	31	50	29	18	—	—
	Зеленые водоросли	36	48	45	29	21	13
	Животные	—	—	1	—	—	—
Относительные данные при контроле, принятом за единицу	Microneis	0,48	1,09	0,98	1,05	2,01	3,11
	Lyngbya	0,27	0,32	0,16	0,10	0	0
	Зеленые водоросли	1,19	1,96	1,97	1,31	2,13	1,69
	Животные	0	0	1	0	0	0

Следует отметить, что удаление Microneis в одном из опытов оказало благоприятное влияние на рост зеленых водорослей (табл. 8).

б) Влияние удаления зеленых водорослей на развитие биоценоза

Вследствие удаления зеленых водорослей в большинстве случаев в обрастаниях появились животные компоненты (главным образом сувойки), которые в дальнейшем исчезали, уступая место Microneis. Это имело место при удалении Apiocystis (табл. 10), Chlorobotris (табл. 11), Coleochaete и Stigeoclonium (табл. 12).

Таблица 10. Влияние удаления Apiocystis на численный рост зеленых водорослей (включая и Apiocystis), Lyngbya, Microneis и животных (опыт № 1). Плотность популяции на площади 9 мм²

	Группы видов, встречающихся в обрастании	2/VII		4/VII	6/VII	8/VII	10/VII	12/VII
		до разреживания	после разреживания					
Абсолютные величины	Microneis	4 720	4 560	3 720	3 400	2 472	960	592
	Lyngbya	208	152	110	70	60	50	48,5
	Зеленые водоросли	46,5	26,5	28,5	21	20	11,5	8,5
	Животные	—	—	1,5	2	—	14,5	4,5
Относительные числа при контроле, принятом за единицу	Microneis	2,72	2,63	3,18	3,12	2,08	1,44	2,39
	Lyngbya	1,81	1,32	0,68	0,40	0,35	0,35	0,41
	Зеленые водоросли	1,54	0,87	1,16	0,92	0,90	1,17	1,10
	Животные	0	0	2	2	0	29	6

Таблица 11. Влияние удаления Chlorobotris на численный рост зеленых водорослей (включая и Chlorobotris). Lyngbya, Microneis и животных компонентов (опыт № 1). Плотность популяции на 9 мм²

	Группы видов, встречающихся в обрастаниях	2/VII		4/VII	6/VII	8/VII	10/VII	12/VII
		до разреживания	после разреживания					
Абсолютные величины	Microneis	4 440	4 320	3 456	3 464	2 936	2 528	1 052
	Lyngbya	64	64	13	24,5	12,5	17	19
	Зеленые водоросли	52	36,5	47,5	42	30	13,5	7,5
	Животные	33,5	20	27	38	19	17	5,5
Относительные числа при контроле, принятом за единицу	Microneis	2,56	2,49	2,95	3,18	2,47	3,87	4,26
	Lyngbya	0,55	0,55	0,08	0,14	0,07	0,12	0,16
	Зеленые водоросли	1,72	1,21	1,93	1,84	1,35	1,37	0,97
	Животные	33,5	20	36	38	76	34	7,3

Таблица 12. Влияние удаления Coleochaete и Stigeoclonium на численный рост зеленых водорослей (включая и их самих), Lyngbya, Microneis и животных компонентов (опыт № 1). Плотность популяции на 9 мм²

	Группы видов, встречающихся в обрастаниях	2/VII		4/VII	6/VII	8/VII	10/VII	12/VII
		до разреживания	после разреживания					
Абсолютные величины	Microneis	776	768	1 032	888	1 144	935	1 362
	Lyngbya	122	108	110,5	126	106	90	28
	Зеленые водоросли	44	36	42	31,5	26	15,5	11
	Животные	—	—	8	5,5	24,5	27	29,5
Относительные числа при контроле, принятом за единицу	Microneis	0,45	0,44	0,88	0,81	0,96	1,40	5,51
	Lyngbya	1,06	0,94	0,68	0,72	0,62	0,63	0,24
	Зеленые водоросли	1,45	1,19	1,71	1,38	1,17	1,57	1,43
	Животные	0	0	10,7	5,5	98	54	39,3

В случае совместного удаления Apiocystis и Chlorobotris в обрастаниях также появились животные, но в очень небольшом количестве, и вскоре были вытеснены Microneis (табл. 13).

В табл. 14 приведены данные по росту Microneis, Lyngbya, зеленых водорослей и животных на контрольной пластинке, где разреживания не производилось (опыт № 1).

Таблица 13. Влияние удаления Apiocystis и Chlorobotris на численный рост зеленых водорослей (включая их самих), Lyngbya, Microneis и животных компонентов (опыт № 1). Плотность популяции на 9 мм²

	Группы видов, встречающихся в обрастаниях	2/VII до разреживания	2/VII после разреживания	4/VII	6/VII	8/VII	10/VII	12/VII
Абсолютные величины	Microneis	1 168	952	896	944	1 408	1 440	1 832
	Lyngbya	96	72	152	176	157,5	130	46
	Зеленые водоросли	49	12,3	21	20,5	17,5	8	9,5
	Животные . .	—	—	0,5	2	—	—	1,5
Относительные числа при контроле, принятом за единицу	Microneis	0,67	0,55	0,76	0,87	1,18	2,16	7,42
	Lyngbya	0,83	0,63	0,94	1,01	0,91	0,91	0,19
	Зеленые водоросли	1,62	0,93	0,86	0,89	0,79	0,81	1,23
	Животные	0	0	0,67	2	0	0	2

Таблица 14. Рост Microneis, Lyngbya, зеленых водорослей и животных на контрольной пластинке, где не производилось разреживания (опыт № 1). Плотность популяции на 9 мм²

		2/VII	4/VII	6/VII	8/VII	10/VII	12/VII
Абсолютные величины	Microneis	1 736	1 170	1 088	1 189	667,25	247
	Lyngbya	115	162	174	172	143	116,8
	Зеленые водоросли . . .	30,25	24,5	22,85	22,15	9,85	7,7
	Животные	—	0,75	—	0,25	0,5	0,75

в) Выводы

Резюмируя результаты наших опытов по анализу взаимодействия между бионтами, мы можем отметить следующее.

1. Удаление из обрастания одновременно Lyngbya и Microneis, а также в одном из опытов одних только Lyngbya вызывало усиленный рост Microneis. Lyngbya в большинстве случаев росла лучше, чем в контроле, только непосредственно после разреживания, в дальнейшем же ее рост сильно угнетался и она часто полностью исчезала.

2. Удаление на одном из стекол только Microneis оказалось благоприятным для роста зеленых водорослей.

3. Удаление зеленых водорослей Chlorobotris и Apiocystis или же Coleochaete и Stigeoclonium способствовало появлению в биоценозе животных компонентов (преимущественно Vorticella и др.).

4. В опыте одновременного удаления Apiocystis и Chlorobotris значительно увеличились Microneis по сравнению с соответствующим контролем.

На основании данных опытов 1935 и 1936 гг. нами были сделаны попытки проследить закономерности взаимодействия между некоторыми бионтами в зависимости от численных соотношений между ними. Так как доминирующими в обрастаниях в эти годы были Mic-

roneis и Lyngbya, то нам пришлось сосредоточить свое внимание прежде всего на этих двух компонентах.

На рис. 12 по оси ординат отложено число Microneis, а по оси абсцисс число Lyngbya (и те, и другие в возрастающем порядке). Здесь стрелки в определенных точках, соответствующих определенному числовому соотношению между Microneis и Lyngbya, указывают на направление, в котором шло развитие этих видов в обрастании. Например, при соотношении, составляющем 1 000 Microneis на 100 Lyngbya (на 9 мм²), стрелки указывают на дальнейший рост обеих видов. При соотношении, составляющем 3 000 Microneis на 40 Lyngbya, Microneis начинает вытеснять Lyngbya из биоценоза.

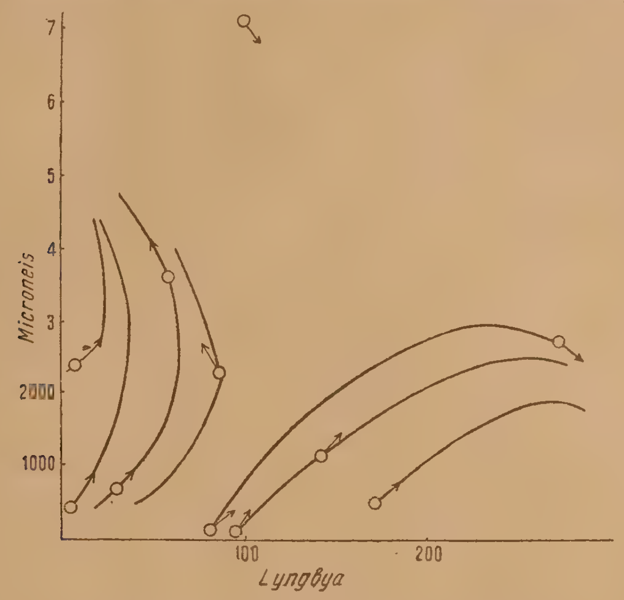


Рис. 12. Рост Lyngbya и Microneis в перифитоне при различных численных соотношениях между ними

Однако при большей концентрации Lyngbya, составляющей около 300 экземпляров на 2 800 Microneis, последние вытесняются Lyngbya. Соединив стрелки, указывающие направление роста этих видов в смешанных популяциях сплошными линиями, мы получаем график, по которому можно приблизительно рассчитать, в каком направлении пройдет развитие Microneis и Lyngbya при том или ином количественном соотношении между ними. Следует отметить, что построения, приведенные на рис. 12, основаны на сравнительно небольшом числе наблюдений и носят предварительный характер, иллюстрируя скорее лишь принцип построения такой диаграммы. Для получения более точных данных уже недостаточно полевых наблюдений и необходимы исследования в точно контролируемых условиях лаборатории. В заключение автор приносит благодарность Г. Ф. Гаузе и Г. С. Карзинкину за руководство и помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гаузе Г. Ф., О некоторых основных проблемах биоценологии, Зоол. журн., 15 1936.—2. Дуплаков С. Н., Материалы к познанию перифитона, Труды лимнологической станции в Косине, 16, 1933.—3. Карзинкин Г. С., Попытка практического разрешения понятия биоценоз, Зоол. журн., 6, 1926; 7, 1927.

SOME OBSERVATIONS AND EXPERIMENTAL INVESTIGATIONS ON THE DYNAMICS OF PERIPHYTONE BIOCOENOSES

N. P. Smaragdova

From the Laboratory of Ecology, Zoological Institute, University of Moscow and the Kossino Limnological Station

Summary

In the study of the action of a gradient of salinity upon the formation of a biocoenosis of microscopic organisms on the glass plate kept in the fresh water with various concentrations of salt solutions, two types of behavior in various components have been recorded:

(1) The first type (that of Microneis) is characterized by an initial retardation of growth in salt solutions as compared to fresh water, which later becomes even more sharply outlined.

(2) The type of Lyngbya is characterized by the same initial reaction, but it is later reversed and the growth is even more rapid under some optimal salt concentration, as compared to control fresh water culture.

Some other experiments are devoted to an analysis of interaction between various components growing on the glass plate. The experimental method employed consisted in the elimination of some components by a thin needle, leaving others relatively intact. In this way the existence of antagonistic relations between some component of periphytone biocoenosis could have been definitely demonstrated.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 2

ПОЧВЕННАЯ ФАУНА В РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ ЛЕСА

В. Я. Шиперович

Из кафедры лесной энтомологии и биологии зверей и птиц Лесотехнической академии, Ленинград

Настоящая работа представляет собой попытку количественного изучения почвенной фауны различного типа лесов в двух районах Союза. Несмотря на то, что познание зооценозов лесных почв освещает почвообразовательную деятельность различных элементов фауны и их значение в общей жизни фауны, а также может иметь большое практическое значение для таких областей прикладной зоологии, как борьба с вредителями леса и охотничье хозяйство, в настоящее время имеется очень мало работ, касающихся не только чисто систематического описания животных, встречающихся в почве, но дающих картину количественного распределения ее представителей. К последнему типу работ относятся исследования Cameron (1913), Pillai (1922), von Platten (1925), Догель и Ефремова (1928), Trägardh (1928), Борнебуш (1930) и Ульрих (1932).

Эти немногочисленные исследования не дают возможности достаточно хорошо сопоставлять их результаты, так как материал, задачи и, самое главное, методика исследования, применявшаяся в них, были чрезвычайно разнородны. Наибольшего внимания заслуживают упомянутые работы Trägardh, Bornebusch и Ulrich, имеющие более или менее сходную методику; в этих работах фаунистические данные выражены не только учетом особей на единице площади, а определяются и другими показателями, как-то: весом животных (биомасса) и количеством выделяемой углекислоты (Bornebusch), общим объемом особей (Ульрих) и, наконец, при помощи определения степени разложения лесной подстилки в результате биохимической деятельности почвенной фауны (Ульрих). Работы этих авторов значительно расширили существующее представление о роли почвенной фауны в почвообразовательных процессах.

Наши исследования почвенной фауны касаются как животных верхних генетических горизонтов, так и обитателей лесной подстилки. Работы производились в 1928 и 1929 гг. в Брянских лесах (б. Хинельское лесничество) и Ветлужском лесном массиве (б. Бако-Варнавинское лесничество Горьковского края).

В обоих вышеупомянутых географических пунктах выбирались прямоугольные пробные площади размером 0,5 га в различных типах леса. В таблицах, помещаемых ниже, даются краткие описания состава, возраста, бонитета, древостоя, растительного покрова и лесной подстилки.

В нескольких пунктах такой площади выбирались участки с ровным рельефом, с типичным для площади растительным покровом, и на них периодически брались почвенные пробы специально для этого изготовленной почвенной рамой. Рама представляет собой четырехгранную призму без дна и верха, изготовленную из толстого двухмиллиметрового железа; по всем измерениям призма имеет 10 см, сверху для удобства опускания этой рамы в почву имеется ручка. Сильным нажатием руки рама при рыхлом грунте легко входит в землю. Для удобства пользования нижний край рамы остро обтачивается.

При более плотной подстилке раму приходится вбивать в землю. Вынимая раму из земли, удается получить образец емкостью в кубический дециметр, который сразу сбрасывается в полотняный мешочек, туго перетягиваемый.

Полученный почвенный образец исследовался в день взятия пробы; земля из мешка вынималась по частям, которые тщательно просматривались при помощи лупы с большим полем зрения (8-кратной). Следует еще добавить, что до взятия почвенной пробы на намечаемом участке производится обкашивание травяного покрова полотняным сачком на площади 2 м² (пять взмахов с шириной взмаха в 2 м); данные этих сборов не вошли в настоящую работу.

В Брянских лесах исследование почвенных биоценозов проводилось дважды—в течение августа 1928 г. и августа 1929 г. Взятие образцов на всех площадках было приурочено к одному и тому же сроку от 20 июля до 10 августа.

Число почвенных проб для каждого типа леса было взято от 6 до 16, а всего на 12 пунктах в обоих районах было взято 144 пробы.

При невозможности определить животных до вида, они относились к более крупным систематическим категориям, например, черви Enchytrieidae, личинки Diptera и т. д. Наличие молодых особей среди Lumbricidae также весьма затрудняло точное определение.

Название типа леса (Горьковский край) Ветлужский лесной массив	Состав древостоя	Полнота	Возраст	Бонитет	Средний диаметр и высота	Живой покров и степень покрытия (в десятых долях)
1	2	3	4	5	6	7
1. Pinetum cladinosum Бор беломошник	10 С+Б	0,67	80	III	24/17	Calluna vulgaris 0,6 Cladonia rangif. 0,2
2. Pinetum callunosum Бор вересковый	10 С	0,50	90	II	25/22	Calluna vulgaris 0,7
3. Pinetum vacciniosum . . . . . . Бор брусничник	9 С 1 Б	0,66	85	II	24/19	Vaccinium vitiideas 0,7 Vaccinium myrtillus 0,2
4. Pinetum tiliosum . Сложный бор	6 С2Е 1 Б 1 Ос	0,55	90	I	25/25	Vaccinium myrtillus 0,8
5. Pinetum myrtillosum . . . . . . Бор черничник	6 С2 Б1Е1 Ос	0,59	85	II	26/22	Vaccinium myrtillus 0,8 Molinia coerulea 0,2
6. Pinetum polytrichosum . . . . . . Бор долгомошник	10 С	0,64	75	V	11/9	Cassandra sp. 0,8 Sphagnum 0,2
7. Pinetum sphagnosum . . . . . . Сфагнозник	10 С	0,52	95	V	10/8	Ledum palustris 0,2 Sphagnum 0,8

Таблица 1. Количество особей и вес животных (в граммах) на 1 м² в лесах Ветлужского лесного массива

Типы леса / Фауна	Бор беломошник Pinetum cladinosum		Бор вересковый Pinetum callunosum		Бор брусничник Pinetum vacciniosum		Сложный бор Pinetum tiliosum		Бор черничник Pinetum myrtillosum		Бор долгомошник Pinetum polytrichosum		Сосна по болоту Pinetum sphagnosum	
	число	вес	число	вес	число	вес	число	вес	число	вес	число	вес	число	вес
Дождевые черви (Lumbricidae)	0	—	0	—	60	14,50	125	32,50	76	27,40	6	1,10	0	—
Энхитреиды (Enchytraeidae)	40	0,08	0	—	220	0,42	830	1,62	352	0,68	0	—	0	—
Многоножки диплоподы (Diplopoda)	0	—	0	—	19	0,95	58	3,10	39	1,20	0	—	0	—
Клещи (Acarina)	42	0,005	86	0,01	140	0,014	246	0,025	410	0,042	360	0,037	506	0,05
Ногохвостки (Collembola)	240	0,06	226	0,06	458	0,12	864	0,21	306	0,75	82	0,02	110	0,03
Цикадки и клопы (Rhynchota)	45	0,20	60	0,34	44	0,26	28	0,18	40	0,30	32	0,18	16	0,08
Щелкуны (Elateridae)	88	3,10	76	2,24	52	1,70	38	1,18	73	2,30	110	3,20	20	0,80
Пластинчатоусые (Scarabaeidae)	10	9,55	16	19,64	8	7,22	11	10,20	0	—	0	—	0	—
Двукрылые (Diptera)	58	0,23	64	0,26	96	0,60	562	3,88	116	0,80	232	1,98	268	1,80
Моллюски (Mollusca)	0	—	0	—	2	0,10	18	0,92	10	0,50	0	—	0	—
Общая масса растительноядных форм	613	13,225	518	22,55	1 097	25,884	2 780	53,815	1 422	30,462	712	6,517	920	3,56
Пауки (Araneina) и лжескорпионы (Pseudoscorpiones)	91	0,39	72	0,22	48	0,14	92	0,80	78	0,24	96	0,35	128	0,44
Многоножка (Chilopoda)	0	—	0	—	20	1,10	61	3,01	38	1,20	0	—	10	0,50
Стафилины (Staphylinidae)	38	0,36	20	0,26	0	—	12	0,15	116	1,22	76	0,78	90	0,98
Жужелицы и другие хищные жуки (Carabidae)	41	1,95	27	1,36	34	1,82	49	2,62	60	3,12	36	1,88	16	0,62
Перепончатокрылые (Hymenoptera)	32	0,46	26	0,30	30	0,50	54	0,82	76	1,10	12	0,16	0	—
Общая масса хищных форм	202	3,16	145	2,14	132	3,56	268	6,90	368	6,88	220	3,17	244	2,54
Всего животных	815	16,385	663	24,69	1 229	29,444	3 0[illegible]8	60,715	1 790	37,342	932	9,687	1 164	6,10

Таблица 2. Количество особей и вес животных (в граммах) на 1 м² в лесах Брянского лесного массива

Типы леса	Свежий бор Pinetum pteridosum		Сосново-дубовый Pinetum quercetum pteridosum		Дубово-сосновый Quercetum pinetum pteridosum		Сосняк брусничник Pinetum vacciniosum		Сосна по болоту Pinetum sphagnosum	
	Состав леса 9С + 1Л + Д		7С + 3Д		7Д + 2С + К + Б		8С + 2Д		9С + 1Б	
	Живой покров Pteris aquilina		Pteris aquilina		Majanthemum bifolium		Vaccinium vitis idea		Сфагнум	
Фауна	число	вес	число	вес	число	вес	число	вес	число	вес
Дождевые черви (Lumbricidae)	168	16,60	96	9,50	170	18,80	72	7,10	12	1,05
Энхитреиды (Enchytraeidae)	384	0,77	360	0,72	384	0,92	144	0,29	0	—
Многоножки диплоподы (Diplopoda)	38	1,80	2[illegible]	1,20	36	1,80	0	—	0	—
Клещи (Acarina)	168	0,017	192	0,02	132	0,014	276	0,03	708	0,08
Ногохвостки (Collembola)	144	0,04	36	0,01	238	0,57	360	0,10	24	0,007
Цикадки и клопы (Rhynchota)	72	0,36	186	0,96	134	1,20	0	—	0	—
Щелкуны (Elateridae)	34	1,08	94	2,32	180	5,40	304	9,24	60	1,80
Пластинчатоусые (Scarabaeidae)	10	21,20	9	14,60	11	18,10	0	—	0	—
Двукрылые (Diptera)	132	0,72	48	0,24	12	0,06	180	0,90	312	1,56
Сеноеды (Copeognatha)	24	0,01	216	0,10	312	0,13	12	0,005	0	—
Моллюски (Mollusca)	8	1,20	12	1,60	15	1,86	19	2,20	0	—
Общая масса растительноядных форм	1 182	43,77	1 275	31,37	1 574	47,854	1 367	19,86	1 116	4,497
Пауки (Araneina)	55	0,20	31	0,15	59	0,24	70	0,30	102	0,45
Многоножки (Chilopoda)	48	0,96	74	1,44	84	1,68	212	3,24	6	0,12
Стефилины (Staphylinidae)	108	1,08	92	0,94	76	0,84	140	1,20	49	0,44
Жужелицы (Carabidae) и др. хищные жуки	58	2,25	62	3,60	50	2,20	88	3,60	26	1,20
Перепончатокрылые (Hymenoptera)	12	0,20	80	1,42	107	2,14	0	—	0	—
Общая масса хищных форм	281	4,69	308	7,55	376	7,10	510	8,34	183	2,21
Всего животных	1 463	48,46	1 583	38,93	1 950	54,954	1 877	28,20	1 299	6,707

В методике исследования был применен прием взвешивания животного населения каждой пробы, что позволило внести критерий для суждения о деятельности и влиянии почвенной фауны на лесную подстилку. Помимо суждения об общей массе почвенных животных на единицу площади, мы получаем данные о массе каждого из составляющих данный биоценоз видов и выводы о кормовой ценности биоценоза для охотничьей фауны.

Закладка проб производилась в таких участках леса, где рубок за последние десятилетия не производилось и полнота древостоя была не менее 0,5. Для исследования избирались типы леса, которые отличались различной степенью влажности. Так как наиболее полно исследование было проведено в Ветлужских лесах, то в нижеследующей таблице дается краткое таксационное описание типов этих лесов.

В помещаемых таблицах приведены средние количества особей по каждой из систематических групп, найденных на пробных площадях в исследованных типах леса, во всех графах указываются данные, отнесенные на 1 м² площади как в отношении количества, так и веса особей. Вес фауны на площади в 1 м² определялся на основании взвешивания представителей различных систематических групп.

По отдельным типам леса численность макрофауны на единице площади (1 м²) в Ветлужском лесном массиве колеблется от 815 до 3 048 особей и сравнительно мало варииРует—от 1 299 до 1 950 особей в Брянском лесном массиве. Наименьшее количество организмов приходится на сухие типы леса — лишайниковые боры (сосняки – беломошники), а также в лесах на почвах с избыточным увлажнением.

Биомасса животного населения наибольшего развития достигает в типах леса со средней степенью увлажнения до 16%, с богатыми почвами, с толстым слоем гумуса и лесной подстилки (почвенный горизонт Ао толщиной более 3 см); сюда принадлежат группы типов боров зеленомошников, а в особенности сложных боров, где имеется примесь широколиственных пород.

Подобного рода колебания численности беспозвоночных в ельниках и буковых лесах в Германии (Ганновер) констатировал Ulrich (1933). Сравнивая фауну еловых насаждений (5-го класса возраста с незначительной примесью дуба и бука и кислотностью почвы, равной 4,5) и буковых (3-го класса возраста с примесью дуба с кислотностью почвы 5,2), автор приходит к заключению, что к периоду кульминационного развития почвенной фауны, приходящемуся на июнь, июль и август, в лиственном насаждении фауна многочисленнее (5 070 особей) на пробу в 1 дм³ подстилки, чем в ельниках (4 621 особей). В лиственном насаждении животные более крупные, чем в еловом: на 1 см³ животной массы в первом приходится 224 см³ вещества лесной подстилки, во втором случае—701 см² подстилки.

Что касается веса почвенной фауны, то в сложных борах на богатых почвах вес фауны достигал 55—62 г на площади 1 м² (на глубину 10 см).

В условиях большого увлажнения и заболоченных почв в типах сфагновых сосняков вес фауны чрезвычайно незначителен, не превосходит 5—7 г на 1 м² почвы леса. Вес фауны также мал в сухих борах, хотя не в такой мере, как в сфагнумовых типах. Повидомому, чем медленнее идет процесс разложения лесной подстилки, тем меньше вес ее фауны.

В обоих районах исследования количество животных отличается в заметной степени, хотя в обоих случаях наибольшее количество

особей приходится на типы леса с высшей производительностью древесной массы (I и II бонитета). Сказанное в особенности относится к Ветлужскому массиву, где сравнительно высокие показатели численности объясняются наличием мелких представителей Arthropoda (главным образом ногохвосток и двукрылых). Однако характер распределения биомассы животных в лесных почвах обоих массивов один и тот же: кривая веса особей резко ниспадает в сторону мокрых почв, а также сильно снижается на дюнных всхолмлениях в условиях лишайникового бора.

Эти данные совпадают с исследованиями Борнебуша в буковых лесах Дании, где на почвах с мягким аморфным перегноем (муллем) вес фауны (на 1 м^2 и глубину в 25 см) мог превышать 100 г. В почве хвойных лесов Дании с таким же мягким (сладким) перегноем вес фауны составляет около 70 г. На почвах же с грубым (кислым) перегноем количество животных по весу в несколько раз меньше.

Особенно резко различается почвенная фауна по своему видовому составу в различных типах леса. Произведенное исследование в Брянском и Ветлужском лесном массиве показало, что главная масса живого вещества в типах леса со средним увлажнением приходится на дождевых червей (лумбрицид), которые составляют 50—72% от веса всей фауны (табл. 1 и 2). В тех случаях, когда в почве попадаются личинки различных пластинчатоусых (под пологом леса, в почве Брянского лесного массива), главную массу энтомофауны составляют они, а на втором месте идут дождевые черви. Эти черви почти отсутствуют в сухих и мокрых типах леса; в последнем случае были констатированы редкие экземпляры Eisenia nordenskioldi — не более 12 экземпляров на 1 м^2. Обычными обитателями подстилки, в особенности при большом населении червей, до 180 особей на 1 м^2 оказались виды Dendrobaena octaedra, Bimastus constrictor, Allobophora turgida, Eisenia rosae.

Место червей во влажных типах заменяет личиночная фауна членистоногих, главным образом личинки двукрылых и жуков-щелкунов. Кроме того, в мокрых типах обращает на себя внимание многочисленность клещей, исчисляемая сотнями экземпляров на 1 м^2. Особенно обращает на себя внимание то обстоятельство, что фауна мокрых типов леса крайне бедна видами, но изобилует количеством мелких членистоногих, клещей, жуков и личинок двукрылых.

По исследованиям Ульриха, в ельниках дождевые черви отсутствовали совсем; из червей здесь были обнаружены немногочисленные энхитреиды (около 10 экземпляров на 1 дм^3), в то время как клещи и пауки (73% от общей численности всей фауны), личинки двукрылых и отчасти ногохвостки составляли главную массу почвенного населения. В буковых лесах Дании, по исследованиям Борнебуша, главную массу составляют личинки двукрылых и жуков-щелкунов, ногохвосток (более 40% от числа всех обитателей); фауна клещей и пауков здесь немного беднее ельников; что касается дождевых червей (лумбрицид и энхитреид), то они только несколько многочисленнее (около 30 особей на 1 дм^3), чем в еловых насаждениях.

Данные Борнебуша показывают, что наличие лиственных пород повышает численность дождевых червей (особенно крупных форм), но в этом случае особо важное значение имеет характер самой подстилки и перегнойного горизонта, как это указывалось выше; в тех случаях, когда вес фауны достигал 70—100 г, черви составляли, по Борнебушу, до 85% от всего животного населения, т. е. несколько выше, чем по нашим исследованиям.

Нематоды при наших исследованиях были обнаружены в единичных экземплярах.

Систематическое изучение клещей и пауков показало, что многие виды и роды свойственны только определенным типам леса, в то время как другие распределены более или менее равномерно. Так, среди клещей род Oribata обнаружен во всех исследованных типах, род Pargamasus и Haploderma, обитающие в массовом количестве во многих типах леса (табл. 3), совсем отсутствует в мокрых типах леса: другой род Notaspis держится в типах со средним увлажнением; можно привести пример ряда родов, которые свойственны исключительно мокрым типам, а именно Neobisium muscorum, Laelops и др.

Таблица 3. Распределение клещей, принадлежащих к разным видам в различных типах леса

Род клещей	Pinetum						
	cladinosum	callunosum	vacciniosum	tiliosum	myrtillosum	cassanarosum	sphagnosum
Pargamasus	++	+	++	+++	+++	—	—
Notaspis	—	—	+	+	++	—	—
Oblongomasus	—	—	—	+	+	—	—
Bdella	+	+	—	+	—	—	—
Haploderma	+	+	+	+	+	—	—
Oribata	+	+	++	+++	++	++	++
Nothrus	—	—	—	+	+	++	++
Neobisium	—	—	—	—	—	+++	++
Laelops	—	—	—	—	—	++	—
Damaeus	—	—	—	—	—	+	—
Epicrius geometricus	—	—	—	—	—	+	—

Подобное же явление можно наблюдать и среди пауков, обитающих не только на поверхности лесной подстилки и живом покрове, но и в толще самой подстилки; более $^1/_4$ особей было обнаружено именно в самой подстилке. Анализируя эти данные, можно распределить все 45 видов пауков, констатированные для Ветлужского лесного массива, на 5 экологических групп[1].

К первой группе можно отнести таких пауков, как Liniphia triangularis Cl., — вид, встречающийся в большом количестве особей во всех типах лесах; это же относится и к ряду других видов, указанных в таблице. Ко второй группе относятся виды, держащиеся сухих типов (Cyclosa conica, Theridium sisyphum и др.). Третья группа пауков свойственна типам леса со средней степенью увлажнения, как, например, Pachygnatha listeri, Hahnia sp., Bodyphantes sp. Четвертую группу составляют виды, обитающие в мокрых типах, как роды Pardosca Oxyopes, Pirata. Наконец, пятая группа — это немногие виды, которые одинаково часто встречаются в типах с разной степенью влажности, т. е. в сухих борах и мокрых. Это явление, возможно, следует поставить в связь с своеобразием расселения тех видов энтомофауны, которые являются добычей пауков. Действительно, и среди ряда систематических групп насекомых можно констатировать подобное же распространение.

[1] Значки указывают встречаемость: + не часто, ++ часто, +++ весьма часто, много.

Таблица 4. Распределение пауков по типам леса [1]

Род и вид пауков	Типы сосняков Pinetum						
	cladinosum	callunosum	vaccinioosum	tiliosum	myrtilosum	polytrichosum.	sphagnosum
Linyphia triangularis Cl.	+++	+++	+++	+++	+++	++	+++
Dolomelas sp.	++	+	++	+	++	+++	++
Theridium varians							
Hoploderma	+	+	—	+	+	+	+
Philodromus aureolus	+	+	+	+	—	+	—
Xysticus ulmi Hahn	+	+	+	—	+	+	++
Cyclosa conica	+	++	+	+	—	—	—
Tetragnatha extensa	+	++	+	++	—	—	—
Theridium sisyphum	+++	+	+	—	—	—	—
Maco sundevalli	+++	+	—	+	—	—	—
Meta segmentata	—	—	—	++	+	—	—
Pachignatha listeri	—	—	—	++	+	—	—
Bodyphantes sp.	—	—	—	++	—	—	—
Hahnia sp.	—	—	+	+++	+	—	—
Oxyopes	—	—	—	—	—	—	++
Pardosca	—	—	—	—	+	+++	+++
Pirata	—		—	+	—	+	++
Mongora acalypha	++	+	—	—	—	+	+++
Dictyma	++	++	—	—	—	+	++

Среди друкрылых, личинки которых связаны питанием и развитием с подстилкой, можно указать род Diplotoxa, встречающейся в мокрых типа Neosciara и Hybos, свойственный сухим типам. Аналогичная картина наблюдается среди клопов и цикадок. Для сфагнозников типичны клопы Stephanites oberti, Stictopleurus crassicornis, цикадки Temnotetix eruentatus (Panz), Lepuromia coleoptata, Philaenus lineatus. Сухим типам леса свойственны клопы Drymus bruneus (Schacht), Lygus pratensis var. pubescens, цикадки Anthusomus striolatus (Fall) и др.

Таким образом, различные типы леса отличаются не только видовым составом почвенной фауны, но и плотностью населения данного вида. Если плотность населения наилучше характеризует привязанность известной систематической группы к определенным экологическим условиям данного типа леса, то вес растительных животных до известной степени позволяет судить о роли данного вида в химическом разложении лесной подстилки, а стало быть, о значении фауны в плодородии лесных почв и производительности насаждений. В дальнейших работах необходимо изыскать более совершенный и тонкий метод, которым можно было бы пользоваться для суждения о влиянии почвенного населения на почвообразовательные процессы.

В этом отношении представляет интерес метод, предложенный Ульрихом, определение ежедневной (и годовой) потребности в пище почвенных обитателей (для каждого вида); зная среднее число обитателей на единицу сухого вещества подстилки, автор делает вывод, что почвенные беспозвоночные перерабатывают в году, таким образом, в еловой подстилке около $^1/_4$, а в подстилке буководубовых насаждений $^2/_3$ общего количества продуктов отпада в насаждениях.

[1] Фауна пауков по условиям техники взятия почвенных проб неизбежно включает виды, не только постоянно обитающих в почве, но и встречающихся на живом растительном покрове. Сказанное относится в равной мере и к цикадкам, и клопам.

На основании существующих, хотя и немногочисленных работ можно уже теперь определенно утверждать, что в почвоведческой литературе недооценивался зооценотический фактор в почвообразовании. Десятки граммов биомассы животных, из которых в среднем $^7/_8$ (по массе) являются сапрофагами, говорят о несомненно значительной биохимической и механической их роли в почве.

В заключение считаю долгом выразить свою благодарность за помощь, оказанную в определении материалов, проф. М. Н. Римскому-Корсакову, проф. Д. Е. Харитонову, биологам Зоологического Института Академии наук А. Н. Кириченко, А. А. Штакельбергу и В. В. Редикорцеву.

ЛИТЕРАТУРА

1. Arrenius, Ecology, № 2, 1921.—2. Bornehusch C. H., The fauna of forest soil, Det forstlige Forsögsväsen, Dänemark, II, Bd., Heft I, Kopenhagen, 1930.—3. Cameron A. E., Journ. Econ. Biology, vol. 8, 1913.—4. Харитонов Д., Извест. Биол. научно-исслед. ин-та Томского университета, VI, 1928.—5. Четыркин П., Труды Биол. научно-исслед. ин-та Пермского университета, VI, 1930.—6. Blake Irving, A comparison of the animal communities of coniferous and deciduous forests. Illinois Biological Monographs, vol. 10, 1926.—7. Догель и Ефремов, Труды Лен. о-ва естествоиспытателей, LV (m. 50), 1925.—8. Diem K., Untersuchungen über die Bodenfauna in den Alpen, St. Gallen, 1903.—9. Dusseree C., Ueber die Entwirkung der Regenwürmer auf die chemische Zusammensetzung des Bodens, London, Jahrb. der Schweiz. 16, Bern, 1902.—10. Escherich K., Untersuchungen über die Auslesmethoden beim Studium der Bodenfauna, Anzeiger für Schädlingsk., 9 Jg. 1933.—11. Fronce R., Das Edaphon. Untersuchungen zur Oekologie der bodenbewohnenden Mikroorganismen, Stuttgart, 1921.—12. Фредерикс Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии, 1932.—13. Heuell, Bestandesabfallzersetzung, Untersuchungen zur Humusfrage und Bodenversauerung. Mittel. aus Forst. u. Forstwis., I Jg., Hf. I, 1930.—14. Hoffmann R., Leben und Wirken der für den Boden wichtigen Tieren in: E. Blank Handbuch der Bodenlehre.—15. Kleeberg, Zersetzungsvorgänge im Waldhumus, Dessau, 1927.—16. Кравков, Плодородие почв, 1915.—17. Morris H., On a method of separating insects and other arthropods from soil, Bull. of Ent. Res., 13, 1922.—18. v. Pfentten J., Beiträge zur Kenntnis der Fauna der Waldstreu. Zeitschr. für ang. Entom., Bd. II, 25.—19. Pillais, Beiträge zur Kenntnis der Fauna der Waldstreu. Zeit. für angew. Entom., Bd. 8, 1922.—20. Ramann E., Bodenkunde, 1921.—21. Russel E., The effect of earthworms in productiveness. J. of Agr. sci., 3, 1910.—22. Репетилова, Энтомофауна почвы. Сборник I. Вредители и повреждения в 1926, Харьков, 1927.—23. Захаров С., Курс почвоведения, 1927.—24. Знаменский А., Пособие для производства обследования энтомофауны почвы, 1927.—25. Schulze P., Arancina. Biologie d. Tiere, Deutschland, Teil 20.—26. Старк В., Методы изучения и обследования почвы лесных насаждений, Защита растений, VI, 1910.—27. Trägardh J., Studies on the Fauna of the Soil in Swedish Forest. Festkrift utg. m. onl. av Skogshögskolans 100-ars. Jubeleum, 1928.—28. Thompson, Soil population. Ann. App. Biol., No. 11, 1924.—29. Тюрин И., Курс почвоведения, 1933.—30. Warksmann, The soil population. Proc. of the nat. acad. of science U. S. A., Bd. II, No. 8.—31. Владимирский А., Результаты количественного учета фауны отдельных растений. Труды Лнгр. о-ва естеств., 2, 1925. Труды Петергоф. естественно-научного ин-та, № 3, 1926.—32. Ulrich A., Die Makrofauna der Waldstreu. Mitteilungen aus Forstwirt. u. Forstwis., IV, H. 2, 1933.

SOIL FAUNA IN DIFFERENT TYPES OF THE FOREST

by I. Shiperovitch

Summary

1. The problem of the soil fauna composition together with that of the influence, exerted by animals on a certain soil they inhabit, has as yet been studied quite insufficiently, the rôle of the fauna and its elements in the life of the forest soil remaining still less investigated.

2. A great defect of works, published on that problem consits in their being restricted for the most part to giving taxonomic lists of animals, sometimes accompanied with the indication of their abundance. The fauna quantitative characteristics have been used in the vorks but of few authors, among which those of Bornebusch and Ulrich are to be noted, for they show the above investigators to raise the question as to the influence of the fauna on the process of soil formation.

3. The present work is concerned with the investigation of soil invertebrates inhabiting a soil stratum 10 cm. deep of various pine-tree types of the forest in two geographical regions, namely in the Vetluga (Gorkovsky province) and Briansk forests.

4. In tables accompanying on this paper some data on invertebrate numbers per one square meter of forest area are represented, Soils of excessive humidity as well as the dry ones give the lowest number of individuals (see the graph).

5. The biomass of the whole animal population, determined by the weight of animals in a certain soil sample shows those fluctuations in different forest types to surpass greatly the variations in the number of individuals. While in soils with a middle degree of humidity the weight of animals reached more than 60 grm., in soils of a swampish type it has never exceeded 7 grm. (see the graph).

6. The bulk of animals living in rich fertile soils is composed of earth-worms (Lumbricidae); in the case of Scarabeida larvae being present in the soil, worms are found to occupy a secondary place according to their mass. In poor or damp soils of pine-tree forest types the Arthropoda larvae and particularly those of Diptera and Eleteridae constitute the main part of the animal mass.

7. It may be established that some species of spiders and ticks are to be found but in certain forest types, while a number of other species occur in all kinds of woods (see tables 3 and 4).

8. A similar phenomenon may be observed to take place in the case of such groups as Rhynchota and Diptera.

9. Animal forms, selecting particular forest types and being abundant therein, may serve as an index of the character of a soil.

10. The biomass value of herbivorous animals may be made use of for determining the fertility of forest soils, because it is the animal group which plays an important part in the process of soil formation.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 2

ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБМЕНА И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ТРЕХ ВИДОВ DROSOPILA

Г. Винберг и А. П. Щербаков

1. Постановка вопроса

В настоящее время неизвестно, чем именно обусловливается присущая каждому виду интенсивность обмена. Весьма мало также изучены факторы и условия, определяющие продолжительность жизни. Тем не менее еще в 1908 г. Рубнер (11) утверждал, что продолжительность жизни и интенсивность обмена связаны количественной закономерностью. Старые высказывания Рубнера неизменно привлекали внимание исследователей и в самое последнее время были использованы Бауэром (2, 3) в его теоретических построениях, затрагивающих, в частности, кардинальные проблемы эволюции.

Утверждение Рубнера о непосредственной зависимости продолжительности жизни от интенсивности обмена основывались на замеченной им на примере нескольких представителей млекопитающих (лошадь, овца, собака, кошка) обратной зависимости между интенсивностью газообмена (на единицу веса) и продолжительностью жизни (не включая период развития). Оказалось, что произведение этих двух величин для всех перечисленных видов дает настолько близкие цифры, что, по мнению Рубнера, его можно считать характерной для всех млекопитающих константой. Исходя из этого, Рубнер полагал, что продолжительность жизни непосредственно определяется интенсивностью обмена. Для объяснения этой зависимости он сделал допущение, что частицы живой протоплазмы способны только к некоторому определенному числу химических перекомбинаций (Atomverschiebungen), связанных с обменом веществ.

Пёрль (8, 9, 10), введя понятие „rate of living“, в общем принимает точку зрения Рубнера. Он считает, что продолжительность жизни в основном определяется наследственной конституцией, причем внешние условия могут дать проявиться наследственно определенной продолжительности жизни в той или иной степени. При этом особенно существенно, что, по его мнению, некоторые внешние факторы оказывают влияние на продолжительность жизни путем изменения интенсивности обмена веществ. Как указывает Пёрль, характер зависимости продолжительности жизни пойкилотермных животных от температуры хорошо согласуется с точкой зрения Рубнера. В этом случае различия в интенсивности обмена при разных температурах должны быть точно пропорциональны различиям в продолжительности жизни. Работы Мак Артура и Байи (6) на Daphnia

magna и Щербакова (12) на Drosophila дают и некоторые количественные данные, хорошо согласующиеся с этой точкой зрения.

Э. С. Бауэр высказанные Рубнером соображения перенес на весь животный мир, Бауэр принимает, что произведение интенсивности обмена на продолжительность жизни, которое он предложил назвать „константой Рубнера“, есть величина постоянная для всех представителей обширных систематических групп (типов?). По его мнению, которое он иллюстрирует количественными расчетами, основанными, впрочем, на случайных и малочисленных данных, величина „константы Рубнера“ закономерно изменяется от низших типов к высшим (от $5{,}8 \cdot 10$ калорий у кишечнополостных до $9{,}3 \cdot 10^5$ калорий у человека). В согласии со своей теоретической концепцией Бауэр считает, что продолжительность жизни в основном определяется особенностями самой „живой массы“, работоспособность которой, согласно его представлениям, на протяжении индивидуальной жизни необходимым образом уменьшается. Детальное обсуждение построений Бауэра отвлекло бы нас далеко в сторону от ближайшей задачи настоящей работы. Здесь существенно только отметить, что, несмотря на все различие взглядов, как Рубнер, так и Бауэр считают, что продолжительность жизни находится в непосредственной зависимости от интенсивности обмена или что по меньшей мере как продолжительность жизни, так и интенсивность обмена зависят от каких-то общих для них условий.

Не останавливаясь на этом подробнее, подчеркнем, что это не единственное возможное истолкование известных фактов. Ничто не противоречит противоположному представлению, а именно что интенсивность обмена и продолжительность жизни определяются различными причинами, в значительной мере независимыми друг от друга. Вполне возможно думать, в особенности по отношению к высокодиференцированным организмам, что продолжительность жизни в конечном счете определяется не теми общими свойствами „живой массы“ („потенциал“ Бауэра), которые обусловливают интенсивность обмена (если вообще интенсивность обмена сложного организма может быть непосредственно отнесена к особенностям живой массы его), а теми специальными особенностями, которые обусловливают структуру организма, определенный тип организации и диференцировки его. При современном состоянии знаний весьма трудно, если вообще возможно, довести очерченную выше альтернативу, отражающую две коренным образом различные концепции развития организма до такой четкой и конкретной формы, которая дала бы возможность путем эксперимента однозначным образом решить ее.

Обсуждаемый вопрос затрагивает целый комплекс общебиологических проблем, многие из которых находятся только в самой первой стадии изучения и первоначального накопления материала. Действительно, в настоящее время нельзя дать определенного ответа даже на такие, казалось бы, простые вопросы, как, насколько стойки величины, характеризующие интенсивность обмена, присущую тому или иному виду? Какие условия нормальной среды могут оказывать влияние на интенсивность обмена и как проявляются результаты подобного воздействия? Далеко не выяснен и характер общих закономерностей, которым подчиняется изменение интенсивности обмена в течение развития и индивидуальной жизни. Не вполне ясно в настоящее время, в каком смысле „константа Рубнера“ действительно является константой, так как положение о равенстве произведения интенсивности обмена на продолжительность жизни у видов, принадлежащих к одной систематической группе,

слабо обосновано, а постоянство видовой константы при различных условиях среды, как показывают новейшие данные (Щербаков, 15), соблюдается далеко не обязательно. Поэтому мы считаем более правильным говорить пока не о „константе“, а о „величине Рубнера“, обозначая этим термином произведение интенсивности обмена на среднюю продолжительность жизни, совершенно не предрешая характера зависимости ее от объекта и условий.

„Величина Рубнера“ в первом приближении характеризует суммарное количество энергии, освобождаемой единицей массы организма на протяжении всей жизни. Совершенно ясно, что здесь открывается широкий простор для конкретных исследований, которые в первую очередь должны быть направлены на планомерное заполнение пробелов современного знания и систематизацию хаотически накопленного конкретного материала в соответствии с создающимися общими представлениями. Нам представляется, что изучение „величины Рубнера“ у различных организмов может оказать организующее влияние на исследование очерченного круга вопросов. Несомненно, что возможность количественно характеризовать суммарную величину энергии, превращаемой организмом на протяжении его жизни, сама по себе представляет настолько большой интерес, что получаемые результаты и независимо от теоретического истолкования характера связи между продолжительностью жизни и интенсивностью обмена имеют самодовлеющее значение.

Значение этих величин и зависимости их от структуры организмов и условий должны оказаться полезными при решении многих основных вопросов биологии. Так, например, допустим, что на достаточном материале будет убедительно показано, что представители относительно более древних систематических групп действительно характеризуются более низкими значениями „величины Рубнера“. В этом случае, быть может, будет найден объективный количественный критерий для того „общего подъема жизнедеятельности организма“ (ароморфоз), который, по мнению Северцева и его школы, характерен для представителей зарождающихся систематических групп.

Отчетливо сознавая сложность и объем интересующей нас проблемы, приблизиться к разрешению которой можно только после предварительного исследования ряда возникающих побочных вопросов, мы в настоящей работе поставили перед собой значительно более скромные цели. На примере трех видов рода Drosophila—D. melanogaster, D. simulans и D. funebris мы попытались на основании накопившегося у нас материала ориентироваться в том, действительно ли близкие в систематическом отношении виды дают те же значения „величины Рубнера“ или сравнительно незначительные морфологические различия сопровождаются заметной разницей в „величинах Рубнера“.

Всюду в дальнейшем под „продолжительностью жизни“ подразумевается средняя продолжительность жизни imago в днях, полученная путем непрерывного наблюдения за ходом естественного вымирания некоторой совокупности мух, взятых немедленно после вылупления из куколок.

Интенсивность обмена веществ определялась по дыханию. Во всех случаях измерялась интенсивность дыхания мух, находившихся в дыхательных сосудиках в активном состоянии, но без пищи. Дальнейшие указания по методике измерения дыхания даны в наших предыдущих работах, на которые в соответствующих местах текста сделаны ссылки.

2. Продолжительность жизни

Экспериментальное изучение продолжительности жизни животных находится еще в самом начале. Для большинства животных имеются только приблизительные данные, основанные на одиночных наблюдениях, причем речь идет лишь о приблизительно максимальной продолжительности жизни. Только для очень немногих видов мы располагаем сейчас точными данными о средней и максимальной продолжительности жизни. Если отбросить человека, для которого по понятным причинам эти величины хорошо известны, то удается насчитать всего 7—8 видов, средняя и максимальная продолжительность жизни которых точно определена и известен ход вымирания. В обзорной статье Пёрл и Майнер (10) перечисляют шесть животных. Этот небольшой перечень можно пополнить еще несколькими видами. Так, для Daphnia magna средняя продолжительность жизни и кривые вымирания при разных температурах получены Мак Артур и Байи (6); недавно продолжительность жизни на большом материале определена для белой крысы Виснером и Шерд (17).

Надо сказать, что и определение продолжительности жизни на большом статистическом материале, когда средняя величина в статистическом отношении определяется с большой достоверностью, отнюдь не гарантирует „точного" знания средней продолжительности жизни данного объекта, поскольку средняя продолжительность жизни сама по себе является весьма изменчивой величиной (см. ниже). Очевидно, что наибольшее значение имеет знание максимальной средней продолжительности жизни, которая должна проявляться при оптимальных условиях. Практическое установление этой величины наталкивается на огромные трудности. По большей части весьма трудно решить, насколько данные условия культивирования приближаются к оптимальным. Очевидно, что для уверенного суждения о максимальной средней продолжительности жизни необходимо основываться на повторных определениях статистически достоверных средних продолжительностей жизни того же объекта при разных условиях. Подобные данные в настоящее время имеются лишь по отношению к одному объекту Drosophila melanogaster.

а) Drosophila melanogaster. Для этого вида средняя продолжительность жизни была определена целым рядом авторов. Были изучены как нормальные мухи, так и различные мутации. Многочисленные работы были посвящены выяснению влияния на продолжительность жизни различных внешних факторов. Для целей настоящего сообщения будет достаточно, если мы приведем только данные, относящиеся к нормальным мухам в обычных условиях их культивирования. При этом ограничимся температурами, близкими к 25°, ибо сравнение с другими видами может быть проведено только для этих температур.

На табл. 1 приведены данные о средней продолжительности жизни по Пёрлю (9) и Щербакову (12). Данные Пёрля основаны на очень большом материале и приводятся им как типичные для этого вида. Данные Щербакова опираются в одном случае на материал в 1 000 экземпляров, а в другом—400 экземпляров для каждого пола. Во всех случаях развитие мух происходило при той же температуре, для которой определена средняя продолжительность жизни.

Надо признать удовлетворительным совпадение величин, приведенных в таблице. Принимая во внимание различия в температурах, разницу в корме и другие возможные расхождения в условиях содержания, результаты Пёрля и Щербакова следует признать до-

статочно близкими. Что касается разницы между величинами, полученными в двух работах Щербакова, то трудно сейчас найти для них объяснение, однако следует иметь в виду, что эти данные были

Таблица 1. Средняя продолжительность жизни D. melanogaster

Автор	Температура	Средняя продолжительность жизни в днях	
		самки	самца
Пёрль (9)	25°	48,0	45,8
Щербаков (10)	24°	50,4	48,8
Щербаков (15)	24°	45,6	41,6
Среднее	—	48,0	45,4

получены на популяциях разного происхождения и, следовательно, здесь могли иметь место и генотипические различия. Повидимому, приведенные величины достаточно хорошо отражают наибольшую среднюю продолжительность жизни.

Однако следует помнить, что не только в первых исследованиях продолжительности жизни дрозофил с еще несовершенной методикой наблюдалась значительно меньшая продолжительность жизни, но что также и определения, проводившиеся на основе стандартной техники, давали очень различные величины. Так, например, в работе Алпатова и Пёрля (1), проведенной в лаборатории Пёрля на достаточно большом материале, приведена значительно меньшая продолжительность жизни D. melanogaster при 25° (41,0 и 35,8 дня для самки и 26,8 и 22,5 дня для самца).

Сопоставление данных по продолжительности жизни D. melanogaster, полученных статистическим методом, при, казалось бы, весьма близких условиях, убеждает нас в том, что средняя продолжительность жизни этого организма является весьма неустойчивой величиной, легко изменяющейся под влиянием различных факторов, которые во многих случаях могут быть настолько слабо выражены, что легко ускользают от внимания наблюдателя. Очевидно, что действительно характерной для данного вида величиной будет только наибольшая средняя продолжительность жизни, проявляющаяся при оптимальных условиях.

б) Drosophila simulans. По отношению к продолжительности жизни этого вида мы располагаем лишь данными Винберга (18). Эти данные относятся к мухам, культивировавшимся при тех же условиях, как и D. melanogaster. В этих условиях наблюдается прекрасное развитие D. simulans на протяжении неопределенно большого количества поколений. Как указано в упомянутой работе, две серии определений продолжительности жизни дали, повидимому, вследствие некоторого различия условий содержания мух (наличие покрывавших поверхность корма мелких кусочков фильтровальной бумаги во II серии), сильно различающиеся величины. Продолжительность жизни в днях при 26° равнялась:

	Самки	Самцы
I серия	38,26	40,86
II „	28,03	26,80

Этот пример еще раз подтверждает значительную изменчивость средней продолжительности жизни в зависимости от условий. Поэтому мы не находим возможным на основании нашего материала выразить точно определенной величиной продолжительность жизни D. simulans. Но, поскольку у нас нет никаких оснований думать, что результаты I серии сильно отклоняются от максимальной средней продолжительности жизни, следует во всяком случае полагать, что истинная средняя продолжительность жизни D. simulans равна или несколько меньше продолжительности жизни D. melanogaster.

в) Drosophila funebris. Продолжительность жизни для этого вида определялась нами на сравнительно небольшом материале (388 самок и 275 самцов). Развитие мух происходило при 26° на обычном корме (картофель, изюм, агар, дрожжи) с тем отличием, что перед разливкой в банки этот корм заквашивался в течение

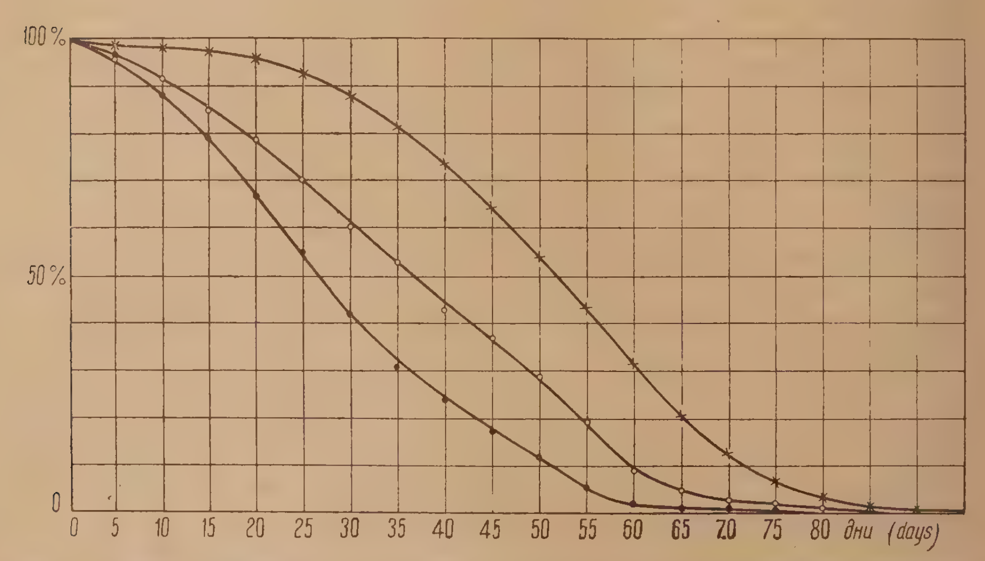


Рис. 1. **Кривые вымирания D. funebris (о — ♀, ● — ♂). Для сравнения приведена кривая вымирания самок D. melanogaster (×) по Щербакову (12)**

одних суток с дрожжами. После вылупления мухи были рассажены в пробирки по 40 штук (самки и самцы вместе) и содержались в термостате в темноте. Средняя температура термостата (по ежедневным записям) равнялась—24,8° с небольшими отклонениями в ту и другую сторону в отдельные дни.

Средняя продолжительность жизни оказалась при этих условиях: для самок 29,1 дней, для самцов 37,4 дней.

Не приводя здесь всего цифрового материала, характеризующего ход вымирания по дням в изученной популяции, мы даем на рис. 1 кривые, изображающие отдельно для самок и самцов этот процесс. Для сравнения на этом же графике приведена кривая вымирания самок D. melanogaster по данным работы Щербакова (12).

Помимо этой серии, проведенной зимой 1934/35 г., продолжительность жизни D. funebris была зарегистрирована нами также на сравнительно немногочисленном материале (214 самок и 168 самцов) весной в 1934 г. при аналогичных условиях. И в этом случае были получены весьма сходные средние продолжительности жизни, а именно: для самок 31,4 дня, для самцов 44,1 дня (при 26°).

Таким образом, в нашем случае средняя продолжительность жизни D. funebris оказалась очень малой. Действительно D. funebris примерно в два раза превосходит по весу D. melanogaster. Если и нельзя говорить о связи между размерами и продолжительностью жизни как об общем законе, то все же среди близких видов большая продолжительность жизни крупных форм—явление слишком частое, чтобы быть случайным. Таким образом, можно было ожидать, что продолжительность жизни у D. funebris будет больше, чем у D. melanogaster, в действительности мы получили обратное.

При ближайшем рассмотрении кривых бросаются в глаза два обстоятельства. Во-первых, кривые в отличие от обычных (например, приведенной для сравнения кривой D. melanogaster) почти лишены S-образного изгиба. Отсутствует первоначальный период слабой смертности, вымирание почти сразу идет быстрыми темпами и кривая приближается к прямой или даже вогнутой линии. Во-вторых, на всем протяжении кривая для самок идет под кривой для самцов, т. е. вымирание самок происходит быстрее. В результате средняя продолжительность жизни самок на 8 дней меньше самцов. Как известно (6, 8), обе эти особенности указывают на неблагоприятные условия существования.

Эти соображения находятся в согласии с общераспространенным убеждением генетиков, что приемы разведения (в основном, вероятно, корм), выработанные в расчете на другой вид, не вполне удовлетворяют D. funebris, условия обитания которой и в природе иные, чем для D. melanogaster. Все это заставляет признать, что максимальная средняя продолжительность жизни D. funebris, повидимому, заметно выше наблюдавшейся нами.

3. Интенсивность обмена

Попытаемся суммировать результаты измерений интенсивности дыхания дрозофил с целью ориентироваться в том, насколько стойкие величины дает измерение интенсивности дыхания и в какой мере различия в условиях отражаются на интенсивности дыхания, а также с целью установить, какую интенсивность обмена следует считать характерной для каждого из изучавшихся видов.

а) Drosophila melanogaster. Интенсивность дыхания этого вида неоднократно измерялась (Гоуен, 4, Куцера, 5, Нортроп, 7, Щербаков, 12, 14, 15, 16, Винберг, 19). Как уже указывал Щербаков (12,13), определения Нортропа настолько малочисленны и сделаны с помощью столь грубой методики, что не могут быть использованы для сравнения.

Результаты всех известных нам измерений сведены в табл. 2. Для возможности непосредственного сравнения все величины пересчитаны на количество кислорода, поглощаемого 1 г живого веса за час при 24°. При пересчетах дыхательный коэфициент был принят равным 0,85. Для пересчета измерений, проведенных при температуре, несколько отличной от 24°, мы полагали Q_{10} равным 2,0. Как показывает материал Щербакова (15), для интересующего нас интервала температуры величина действительно близка к двум. Главнейшие условия, при которых производились измерения, указаны в таблице.

Данные Гоуэна могут быть использованы только условно, так как Гоуэн имел дело с не вполне нормальной в генетическом отношении линией мух. Данные Куцера также стоят несколько особняком Куцера с большой тщательностью изучал дыхание мух однодне-

Таблица 2. Интенсивность дыхания D. melanogaster

Автор	Условия измерений									Интенсивность дыхания в см³ O_2 на 1 г при 24°	
	Температура	Что регистрируют	Метод	Колич. мух в сосудах	Колич. измерений		Возраст в днях	Живой вес мухи в мг			
					самка	самец		самка	самец	самка	самец
Гоуен (4)	20°	CO_2	Титров	10—20	13	13	1	—	—	4,31	5,48
Куцера (5)	26°	O_2	Фенн	1	50	50	1	1,10	0,88	2,06	1,71
Щербаков (12)	24°	CO_2	Титров	10	22	22	Средний	—	—	4,3±0,07	4,7±0,09
Щербаков (14)[1]	26°	O_2	Варбург Фенн	10	20		Разный	1,50	0,80		4,05±90,15
Щербаков (15)	24°	CO_2	Титров	20	22	19	7—60	1,10	0,88	3,5±0,12	3,7±0,13
Винберг (19)	22°	O_2	Фенн	20	65	62	3—30	1,27	0,77	3,28±0,08	2,92±0,11

[1] В этом случае дыхание определялось для самок и самцов вместе.

ного возраста, еще не принимавших пищи. Как известно (Винберг, 18, Щербаков, 16), в течение первых дней жизни imago интенсивность дыхания возрастает, так что первое время после вылупления мухи, в особенности самки, имеют сильно пониженную интенсивность дыхания. Кроме того, при измерениях Куцера в сосудиках респирометра находилась не группа мух, как во всех прочих случаях, а всего лишь одна муха, что также должно несколько снизить результат (Щербаков, 14). Обе эти причины, в особенности первая, вполне объясняют исключительно низкую интенсивность дыхания, полученную Куцера.

Рассматривая все остальные данные, полученные разными авторами на различном материале с помощью разных методов, прежде всего приходится констатировать достаточно хорошее совпадение величин, выражающих интенсивность дыхания; все же разности средних величин для различных популяций статистически достоверны. Причины этих различий остаются неясными, тем более что специальные эксперименты показали нам, что характерная для данной популяции интенсивность дыхания весьма трудно смещается и может остаться неизменной даже в случае таких воздействий, которые сильно изменяют морфологические признаки.

Так, Винбергом (18) на D. simulans было показано, что различная плотность личиночного населения, которая весьма отчетливо отражается на общих размерах мух, совершенно не сказывается на интенсивности дыхания imago. Анологичный и также несколько неожиданный результат был получен им же (19)

при измерении интенсивности дыхания imago D. melanogaster, развивавшихся при резко отличных температурных условиях (14, 22, 28°).

В итоге на основании сопоставлений всех приведенных выше данных мы считаем, что в качестве характерной интенсивности обмена для D. melanogaster следует принять 3,5 см³ O_2 в час на 1 г живого веса при 24°.

б) Drosophila simulans. По отношению к этому виду мы располагаем только измерениями Винберга (18), которые, однако, проведены на достаточно большом материале (всего 116 измерений), охватывают мух всех возрастов и дают близко совпадающие средние результаты для нескольких изучавшихся популяций. Поэтому нет никаких оснований думать, что полученные средние (2,79 для самок и 2,76 для самцов) далеки от истинных. Следовательно, интенсивность дыхания С. simulans следует принять близкой к 3 см³ O_2 на 1 г живого веса в час при 26°.

в) Drosophila funebris. Мы располагаем тремя сериями измерений интенсивности дыхания D. funebris. Первые две серии произведены в мае и июне 1934 г. в Москве (Винберг), третья весной 1935 г. в Ленинграде (Щербаков). Поскольку этот материал не был опубликован, приведем его несколько подробнее.

Таблица 3. Интенсивность дыхания D. funebris при 26°

Серия	Возраст в днях	Самки: Колич. измерений	Самки: Вес в мг, М	Самки: Вес в мг, min—max	Самки: Поглощение O_2 в см³ на 1 г в час, М	Самки: Поглощение O_2 в см³ на 1 г в час, min—max	Самцы: Колич. измерений	Самцы: Вес в мг, М	Самцы: Вес в мг, min—max	Самцы: Поглощение O в см³ на 1 г в час, М	Самцы: Поглощение O в см³ на 1 г в час, min—max
I	17—37	8	2,17	2,10—2,29	1,97	1,32—2,33	8	1,19	0,98—1,33	2,02	1,47—2,80
II	2—13	8	2,76	2,27—3,29	2,09	1,48—2,89	7	1,54	1,38—1,80	1,80	1,47—2,19
III	1—7	15	2,38	2,17—2,56	1,88	1,34—2,63	15	1,56	1,31—1,82	1,65	1,19—2,07
III	20—27	9	2,86	2,44—3,27	2,35	2,02—2,67	9	1,61	1,37—1,82	2,36	2,11—2,71
III	37—46	6	2,66	2,40—3,81	2,26	2,05—2,47	6	1,51	1,41—1,57	2,28	1,80—2,62
		46	—	2,10—3,81	—	1,32—2,89	45	—	0,98—1,82	—	1,19—2,8

Обращает на себя внимание прекрасное совпадение результатов измерений, несмотря на неизбежные различия условий в отдельных сериях. Весьма интересно, что различия условий культивирования значительно сильнее сказываются на размерах мух, чем на интенсивности дыхания их. Так же и в этом случае более мелкие мухи отнюдь не обладали большей интенсивностью дыхания и даже, наоборот, относительно мелкие мухи 1 серии (вес для самок 2,17 и для самцов 1,19) имели на 10—15% более низкую интенсивность дыхания (на единицу веса) по сравнению с мухами соответствующего возраста из III серии для самок 2,86, для самцов 1,61.

Суммируя все измерения, получаем общую среднюю для самок $2{,}09 \pm 0{,}07$ и для самцов $1{,}96 \pm 0{,}07$ см³ O_2 на 1 г веса в час при 26°.

4. Величина Рубнера

Переходя к сопоставлению собранных нами данных по интенсивности обмена и продолжительности жизни, следует подчеркнуть, что средняя продолжительность жизни может существенно измениться под влиянием таких воздействий, которые не оказывают никакого влияния на интенсивность дыхания. Ограничимся здесь одним достаточно ярким примером. Винберг (18) наблюдал, что под влиянием некоторого различия условий культивирования средняя продолжительность жизни D. simulans в двух сериях опытов сильно различалась (примерно на 30%), в то время как интенсивность дыхания совершенно не отличалась в обеих сериях.

Таким образом, следует принять, что не только в случае воздействия какого-либо резко неблагоприятного фактора, когда это вполне очевидно, но и в условиях, которые по всей видимости следует считать не выходящими за пределы нормальных, различия средней продолжительности жизни в разных условиях далеко не всегда сопровождаются соответствующими различиями средней интенсивности обмена.

Такой характер соотношений между продолжительностью жизни и интенсивностью обмена в сильнейшей степени затрудняет получение „точного" значения „величины Рубнера". Очевидно, что пришлось бы путем многократного определения средней продолжительности жизни в разных условиях получить „максимальную среднюю продолжительности жизни" и таким же путем получить „максимальную среднюю интенсивности дыхания". Вряд ли конечный результат подобной работы оправдал бы затраченные на нее усилия, не говоря уж о том, что самый выбор определяемой статистически „средней продолжительности жизни" из других возможных форм количественного выражения продолжительности жизни доступен для критики, так же как и действительное значение „интенсивности обмена", определяемой по газообмену.

Хотя разобранный выше материал далеко не удовлетворяет тем требованиям, которые вытекают из существа поставленной перед нами задачи, мы все же решились использовать накопленные данные, допускающие только примерные расчеты, так как не имеем возможности рассчитывать, что в ближайшие годы будем располагать удовлетворительным во всех отношениях материалом. При современном состоянии знаний даже и ориентировочные расчеты в этой области имеют определенный интерес и значение, в особенности при сопоставлении с материалом, полученным на представителях других групп животных, к чему мы надеемся вернуться в ближайшее время.

Суммируя в краткой форме наши итоговые данные, получаем следующую таблицу.

Таблица 4

	Продолжительность жизни в днях	Интенсивность дыхания в см³ O_2 на 1 г в час при 24°
D. melanogaster	50	3,5
D. simulans	46	2,6
D. funebris	45	1,75

Большой материал, полученный по D. melanogaster, позволяет считать, что для этого вида максимальное значение „величины Рубнера"

известно с достаточным приближением. Если принять за среднюю интенсивность дыхания 3,5 см³ O_2 на 1 г живого веса в час (при 24°) и максимальную среднюю продолжительность жизни при той же температуре 50 дней и, следуя принятому Бауэром способу выражения, выразить произведение этих величин в калориях на 1 кг, получим $2 \cdot 10^4$ калорий. Напомним, что все наши данные относились только к imago и, следовательно, значение „величины Рубнера" для полного цикла будет несколько, впрочем незначительно больше. Во всяком случае можно с полной уверенностью принять, что максимальное значение „величины Рубнера" для D. melanogaster находится в пределах от $2 \cdot 10^4$ до $3 \cdot 10^4$ калорий на 1 кг.

По абсолютной величине полученный результат—величина того же порядка, как и вычисленные Бауэром „константы Рубнера" трех представителей десятиногих раков, представляющих в его таблице тип членистоногих, а именно Astacus $4 \cdot 10^4$, Palinurus $4{,}6 \cdot 10^4$, Homarus $7{,}2 \cdot 10^4$ (видовые названия не указаны!).

По отношению к двум другим изученным видам нельзя провести вычисление с той же степенью уверенности. Все же наши данные показывают, что максимальные значения „величины Рубнера" для всех трех видов весьма близки, хотя по отношению к D. simulans из сопоставления приведенных на таблице величин создается определенное впечатление, что максимальное значение „величины Рубнера" этого вида несколько меньше, чем у D. melanogaster. Во всяком случае эта величина не меньше вычисленной, исходя из фактически наблюденной нами интенсивности дыхания и продолжительности жизни, и равна $1{,}3 \cdot 10^4$ (только для imago).

Для D. funebris „наибольшая средняя продолжительность жизни" осталась нам неизвестной. Если допустить, что „максимальное значение величины Рубнера" этого вида выражается той же величиной, как и для D. melanogaster, то истинная наибольшая средняя продолжительность жизни D. funebris должна быть в 2 раза больше, чем у D. melanogaster, т. е. примерно равняться 100 дням (при 24°), что, судя по продолжительности жизни мух этого вида в явно неблагоприятных для них условиях культивирования, а также и на основании других косвенных соображений, следует считать вполне возможным.

Выводы

1. На примере трех видов рода Drosophila обсужден характер зависимости между интенсивностью обмена и продолжительностью жизни. Показано, что средняя продолжительность жизни может быть существенно смещена такими влияниями, которые не сказываются на интенсивности дыхания.

2. Приведены результаты измерений интенсивности дыхания и продолжительности жизни D. melanogaster, D. simulans и D. funebris.

3. Найдено максимальное значение произведения продолжительности жизни на интенсивность обмена (величина Рубнера) для D. melanogaster, которое оказалось равным $2—3 \cdot 10^4$ калорий на 1 кг. Показано, что для двух других изучавшихся видов „величины Рубнера" имеют близкие или даже тождественные значения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Alpatov, A. W. a Pearl R., Experimental studies etc., XII. Influence of temperature during the larval period and adult life of the imago of Drosophila melanogaster. Amer. Natural., 63, 37—67, 1929.—2. Bauer E., Lebensdauer, Assimilationsgrenze, Rubnerische Konstante und Evolution, Biol. Zbl., 51, 74—80, 1931. 3. Бауэр Э., Теоретическая биология, ВИЭМ, М.—Л., 1935.—4. Gowen J. W, Metabolism as related to chromosome structure and the duration of life, J. gen. Physiol., 14, 463—472, 1931.—5. Kucera W., Oxygen consumption in the male and female fly Drosophila melanogaster, Physiol. Zool., 7, 449—459, 1934.—6. McArthur a. Baillie W. H. T., Metabolic activity and duration of life, 1—11, J. exp. Zool., 53, 222-268, 1929.—7. Northrop J. H., Carbon dioxide production and duration of life of Drosophila cultures, J. gen. Physiol., 9, 319—324, 1926.—8. Pearl R. и сотрудники. Серия работ Amer. Natural. за 1921—1930.—9. Pearl R., The rate of living, N. Y., 1928.—10. Pearl R. a. Miner J., Experimental studies on the duration of life. XII. The comparative mortality of certain lower organisms, Quart. Rev. Biol., 10, 60—79, 1935.—11. Rubner M., Das Problem des Lebensdauer und seine Beziehungen zu Wachstum und Ernährung, München und Berlin, 1908.—12. Щербаков А. П., Продолжительность жизни и обмен веществ у Drosophila melanogaster при разных температурах, Биол. журн., 2, 82—88, 1933.—13. Щербаков А. П., Интенсивность обмена и продолжительность жизни Drosophila. I. Вводные замечания и обзор литературы, Арх. биол. наук, 38, 639—650, 1935. (Shcherbakov A. P., Metabolic rate and duration of life of Drosophila. I. Introductory remarks and review of literature. Arch. biol. nauk, 38, 1935).—14. Щербаков А. П., Интенсивность обмена и т. д. II. Продолжительность жизни и интенсивность обмена у Drosophila melanogaster при разной плотности население, Арх. биол. наук, 38, 651—655, 1935. (Shcherbakov A. P., Metabolic rate etc. II. The longevity and metabolic rate of different population densities, Arch. biol. nauk, 38, 1935).—15. Щербаков А. П., Интенсивность обмена и т. д. IV. Влияние температуры на интенсивность обмена и продолжительность жизни Drosophila melanogaster, Арх. биол. наук (в печати), 1937. (Shcherbakov A. P., Metabolic rate etc. IV. Effects of temperature on the metabolic rate and duration of life of Drosophila melanogaster, Arch. biol. nauk, 1937.)—16. Щербаков А. П., Возрастные изменения интенсивности дыхания Drosophila melanogaster, Биол. журн. (в печати), 1937.—17. Wiesner B. P. a. Sheard N. M., The duration of life in albino rat population, Proc. Roy. Soc. Edinburg, 55, 1—22, 1934—35. —18. Винберг Г., Интенсивность обмена и продолжительность жизни Drosophila. III. Интенсивность дыхания, размеры и продолжительность жизни Drosophila simulans, Арх биол. наук, 38, 657—663, 1936. (Winberg G., Metabolic rate and duration of Drosophila, III. Intensity of respiration, size aud duration of life, Arch. biol nauk. 38, 1936).—19. Винберг Г. Интенсивность обмена и т. д. V. Влияние на обмен и продолжительность жизни температуры развития. Бюлл. эксп. биол. и мед. (в печати), 1937. (Winberg G., Metabolic rate etc. V. Effect of development temperature on the metabolism and the duration of life. Bull. exp. Biol. a. Med., 1937.)—20. Винберг Г., Температура и размеры биологических объектов, Успехи современной биологии, 6 (в печати), 1937.

THE METABOLIC RATE AND THE DURATION OF LIFE IN THREE SPECIES OF DROSOPHILA

by G. Winberg and A. P. Shcherbakov

Our knowledg of factors determining the duration of life and the metabolic rate is very imperfect. Nevertheless already Rubner had suggested the view that the duration of life is determined by the metabolic rate. As yet it has not been made quite clear whether in this case there exists a direct dependence of life duration upon metabolic rate or those characters depend on various causes. A quantitative study, of Rubner's constant, (i. e., the product of the metabolic rate by the duration of life) represents a great importance by itself, whatever may be the theoretical conceptions concerning the character of dependence between life duration and metabolic rate. The Rubners's constant shows directly the amount of energy spent by a weight unit of organism in the course of life. To know these

values proves to be of great use in solving many problems, particularly when ascertaining the correctness of Bauer's opinion (2) as to the increase of Rubner's constant in the process of evolution.

The present work contains data obtained on the duration of life and the respiration rate of three species of the genus Drosophila: D. melanogaster (tables I and II), D. simulans (Winberg, 17) and D. funebris (table III). At the same time it is indicated that the average life duration may be essentially altered under the influence of such agencies which in no way affect the respiration rate.

A maximum value of Rubner's constant for Drosophila melanogaster equal to $2-3.10^4$ calories per one kilogram is calculated with a sufficient approximation. Rubner's contants for two other species could not be established with adequate reliability but the evidence obtained shows them, however, to possess comparable or even identical values.

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ РОСТ PACHYIULUS FLAVIPES C. L. KOCH (DIPLOPODA)

В. М. Дирш

Из Института защиты растений, Ялта

Проблема роста организмов является в настоящее время одной из немногих глав биологии, где находят применение точные математические методы. Это позволяет выразить процессы роста в точной объективной форме, дающей возможность сопоставлять, сравнивать и обобщать эти процессы для различных организмов, органов и тканей.

Наиболее полно и разносторонне разработаны вопросы роста позвоночных животных. Менее полно, скорее скудно, исследованы в этом смысле беспозвоночные: имеется небольшое количество работ, посвященных росту бактерий, простейших, насекомых. Между тем представляет большой интерес знание характера процессов роста прочих групп животных; с одной стороны, для проверки установленных общих закономерностей на широком биологическом материале, с другой для выяснения специфических особенностей роста различных групп.

Изучая биологию большого крымского кивсяка Pachyiulus flavipes C. L. KOCH, автор имел возможность исследовать постэмбриональный индивидуальный рост этого вида, который в этом отношении еще не изучен.

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ БИОЛОГИИ PACHYIULUS FLAVIPES C. L. KOCH.

Литература чрезвычайно бедна сведениями о биологии Diplopoda вообще и Pach. flavipes C. L. KOCH в частности, но даже те скудные данные, которые можно почерпнуть, при проверке оказываются несоответствующими действительности. например, во всех серьезных руководствах зоологии[1] сказано дословно следующее: „Вылупляющиеся Diplopoda обладают всего тремя парами ножек, за которыми следуют несколько безногих сегментов". Мною в процессе взвешивания и промеривания только что вылупившихся Pachyiulus flavipes C. L. KOCH установлено, что последний вылупляется с 27-ю парами ног.

Так как знание основных биологических особенностей постэмбрионального развития этого вида имеет большое значение для объяснения некоторых моментов роста, я кратко остановлюсь на тех из них, которые имеют для нас значение в дальнейшем.

Отложенные самками яйца впервые были найдены мною в природе (в Ялте) во второй декаде марта под камнями в почве на глубине 5 - 10 см. Яйца кремового, слегка розоватого цвета; почти круглые, около 1 мм в диаметре с очень жесткой оболочкой.

[1] Parker T. J. a. Haswell W. Textbook of Zoology, London, 1897. Холодковский Н. А., Курс зоологии и сравнительной анатомии, Петербург, 1905. Догель В. А., Курс зоологии беспозвоночных, Медгиз, 1934.

Вылупившийся кивсяк обладает 27-ю парами ног, тело его состоит из 22 сегментов (о сегментах смотри морфологическую часть) и достаточно большими размерами 4 мм длины, 0,72 мм ширины. Возможно, что вылупливание из яйца на ранней стадии эмбрионального развития является приспособлением к сравнительно большому размеру новорожденного.

Кивсяк первого возраста почти не двигается; он может делать лишь червеобразные движения телом, ноги в этом возрасте еще не обладают подвижностью, т. е. кивсяк может ими производить слабые движения ходить же на них не может. В первом возрасте кивсяк не питается.

Через 7 дней происходит первая линька и переход во второй возраст. Хитиновый покров тела лопается между головой и „пронотумом", после чего освобождается голова, а потом туловище. С переходом во второй возраст увеличиваются размеры тела, количество ног возрастает на 8 пар и количество сегментов на 4. Второй возраст приступает к питанию, приобретает активную подвижность, т. е. возможность передвигаться на ногах. Через 14 дней наступает вторая линька — переход в третий возраст. В третьем возрасте количество ног может увеличиваться на 6 или 8 пар и количество сегментов на 3—4. Через 28—29 дней происходит третья линька и опять увеличение количества ног против предыдущего на 10—12 пар с соответствующим увеличением количества сегментов. При дальнейших линьках увеличение количества ног и сегментов идет менее закономерно, что стоит в зависимости от внешних условий: питание и т. д.

Всего имеется 10 возрастов с соответствующим количеством линек. Продолжительность постэмбрионального роста нашего вида определенно не установлена, но, повидимому, не менее трех лет. В последнем возрасте происходит спаривание и откладка яиц самкой в количестве около 250 (вскрытие указывает, что самка откладывает сразу все яйца), после чего самка и самец живут еще некоторое время.

Морфологические замечания

Для полной ясности в части, касающейся промеров, подсчетов количества ног и сегментов, необходимо остановиться на некоторых морфологических особенностях Pach. flavipes C. L. KOCH.

Тело нашего вида имеет удлиненную, почти совершенно правильно цилиндрическую форму. Первый сегмент после головы неполон, представлен только спинной частью и аналогичен пронотуму насекомых; второй сегмент не сомкнут снизу (ниже при счете сегментов первым везде считается „пронотум") и имеет две пары ног; третий также не сомкнут, ног не несет; четвертый имеет одну пару ног. Начиная с пятого, у самок идут совершенно одинаковые сегменты с двумя парами ног каждый. У самца же на шестом сегменте ноги отсутствуют и помещается генитальное отверстие. Тело заканчивается несколькими сегментами, вдвинутыми один в другой, что затрудняет обнаружение границ между ними, на самом конце, двумя овальной формы анальными лопастями (в дальнейшем при счете сегментов они считаются условно как последний сегмент).

Каждый из сегментов с двумя парами ног, по данным эмбрионального развития, представляет два сросшихся сегмента.

Для большей ясности схематически это можно представить таким образом.

Название части тела	Количество ног
Голова	0
1-й сегмент (пронотум)	0
2-й „	2 пары
3-й „	0
4-й „	1 пара
5-й „	2 пары
6-й „	2 пары у самок и 0 у самцов
7-й „	2 пары

и т. д. до свободных дистальных сегментов.

Возрасты, т. е. периоды, отделенные один от другого линькой, отличаются по количеству ног, или сегментов, хотя это и не носит абсолютного характера, так как в одном и том же возрасте можно обнаружить особи, разнящиеся (как крайний предел колебаний) на 8—10 пар ног и соответственно на 5—6 сегментов.

Надо заметить, впрочем, что количество сегментов не всегда строго пропорционально количеству ног: в точке роста на конце тела всегда имеется несколько сегментов не несущих ног, количество которых может варьировать в небольших пределах (см. таблицу ниже).

Эти колебания в количестве ног и сегментов зависят от внешних причин: разница в питании, температурный режим, патологические причины (паразиты) и т. д. тормозят или ускоряют развитие и тем создают упомянутые колебания. Можно обнаружить кивсяков нашего вида, начиная с 27 пар ног и до 123 пар, со всеми нечетными числами, заключающимися между ними. Нормально же возраст от возраста отличается на 10—12 пар ног. Собранные в природе летом 588 самок дают кривую (рис. 1, на абсциссе—

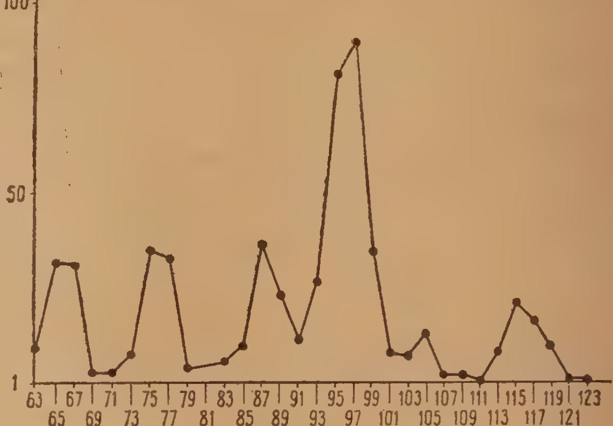


Рис. 1. Абсцисса —число пар ног. Ордината —число экземпляров. Распределение 588 самок, собранных летом в природе

количество пар ног, на ординате — количество экземпляров), вершины которой дают ясное представление о зависимости между возрастом и количеством ног.

Средняя же норма ног для каждого возраста оказывается весьма определенной, и колебания от нее в ту и другую сторону незначительны.

Таблица возрастов

Возраст	Нормальное число пар ног	Нормальное число сегментов
I	27	22
II	35	25—26
III	43	30—31
IV	55	35—36
V	65—67	42—43
VI	75—77	47—48
VII	87	53
VIII	95—97	56—57
IX	105	60
X	115-117	63—64

Ноги все одинакового строения, пятичлениковые, последний членик заканчивается коготком. Усики пятичлениковые.

Материал и метод обработки

Был исследован процесс роста следующих признаков: 1) масса тела, определяемая для каждого возраста путем индивидуального взвешивания с точностью до 5-го десятичного знака, 2) максимальная длина тела в нормальном его положении в миллиметрах, 3) ширина тела по середине, измеряемая в миллиметрах, 4) длина пронотума по середине также в миллиметрах, 5) длина 4-го членика усика по его внешнему краю и 6) длина третьего членика третьей пары ног также по наружному краю. Последние два индекса измерялись с помощью окуляр-микрометра, в делениях которого и даются промеры; каждое деление равно 0,05 мм.

Было измерено следующее число экземпляров:

Возраст	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Количество экземпляров	40	40	40	40	63	68	37	173	12	41

Перечисленные 6 индексов дают материал для роста массы тела, линейного роста в длину и ширину, а также линейного роста отдельных органов, что в свою очередь дает возможность судить о пропорциональности роста этих частей.

Для всех данных вычислены средние величины M с их средними ошибками.

В дальнейшей обработке материала затруднительным являлся следующий момент: большая продолжительность жизни кивсяков лишала возможности установить продолжительность каждого возраста.

Последняя известна только для первых трех возрастов, которые воспитывались в неволе—в условиях, близких естественным. Прочие же были пойманы в природе, возраст их определен по морфологическим признакам и продолжительность каждого из них неизвестна. Это привело к невозможности установить прирост за единицу времени обычным путем.

Для выяснения характера постэмбрионального роста здесь пришлось воспользоваться понятием удельной продуктивности роста. Последняя представляет собой результат интегрирования скорости роста за известный период времени любой длительности (Шмальгаузен), т. е. здесь временем условно считается весь период данного возраста и время как таковое не входит в формулу как самостоятельный элемент. Формула эта следующая:

$$U = \frac{\log V_1 - \log V_0}{0{,}4343},$$

где U — удельная продуктивность роста, V_0 — первоначальная и V_1 — последующая масса или длина. Следовательно, U может дать удельную продуктивность роста за весь возраст независимо от его длительности.

Кроме величины U, в характере процесса дает возможность разобраться логарифмирование абсолютных величин с последующим графическим анализом.

Пропорциональность роста частей q устанавливается по формуле Шмальгаузена:

$$q = \frac{\log V_1 - \log V_0}{\log W_1 - \log W_0},$$

где V и W — первоначальные и последующие величины сравниваемых частей одного возраста. При абсолютно пропорциональном росте $q = 1$.

Мною исследованы из технических соображений только самки этого вида; самцы встречаются в несколько меньшем количестве и, будучи проверены мною, большого самостоятельного интереса не представляют.

Числовой материал и его анализ

Рассматривая средние величины M массы, а также линейные размеры (табл. 1—6) по возрастам, можно видеть, что достоверность их довольно велика, о чем свидетельствует малая средняя ошибка.

Увеличение веса от возраста к возрасту идет приблизительно в геометрической прогрессии с знаменателем, близким к 2,3 (табл. 8).

Если изобразить графически массу тела от возраста к возрасту (рис. 2, кривая Р), она примет вид сначала медленно, а затем очень круто поднимающейся кривой. Будучи логарифмированы, абсолютные величины массы при их графическом изображении (на оси абсцисс—вазраст, на оси ординат—логарифмы) дают ряд точек, располагающихся почти на прямой линии (рис. 4, Р).

Удельная продуктивность роста от возраста к возрасту изменяется в небольших пределах и графически колеблется вокруг некоторой прямой, параллельной оси абсцисс (рис. 5). Наиболее крупные отклонения величины удельной продуктивности роста находят следующие объяснения: величина U между первым и вторым возрастом больше последующих величин; это обусловлено тем, что масса первого возраста как будто меньше, чем ей полагается быть, судя по массе последующих возрастов, а последнее в свою очередь вызвано тем, что первый возраст совершенно не питается, во всех же следующих возрастах масса съеденной пищи всегда представляет довольно значительный процент массы тела и закономерно присутствует в каждом из них. Также значительно больше всех прочих величина U между 9-м и 10-м возрастом, этот скачок объясняется тем, что в период между 9-м и 10-м возрастом происходит интенсивный рост яичников самки, содержащих в среднем около 250 яиц. Рост массы

яиц не имеет ничего общего с ростом активных частей организма, поэтому если делать соответствующую поправку, последняя величина не будет выделяться из ряда прочих, обнаруживающих колебания в до-



Рис. 2. P — масса; l — длина тела; A — ширина тела на ординате; на абсциссе возрасты. — Кривые увеличения массы и линейных размеров по возрастам

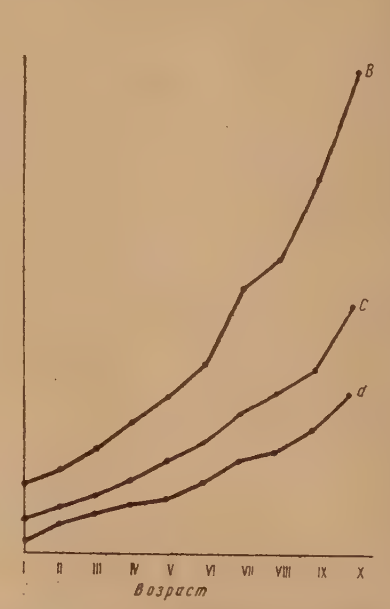
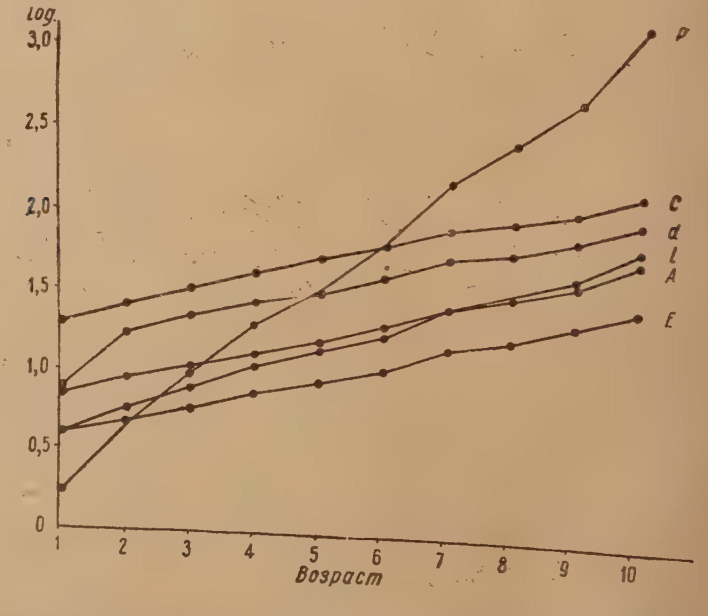


Рис. 3. Кривые линейных размеров по возрастам. B — пропотума, C — 4-го членика усиков, d — 3-го членика третьей пары ноги



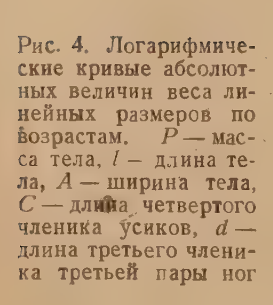


Рис. 4. Логарифмические кривые абсолютных величин веса линейных размеров по возрастам. P — масса тела, l — длина тела, A — ширина тела, C — длина четвертого членика усиков, d — длина третьего членика третьей пары ног

пустимых пределах. Эти колебания вызваны как недостатками технического порядка (взвешивание организма с большим количеством пищи в нем), так и индивидуальными колебаниями веса.

Остается пока совершенно необъяснимым увеличение удельной продуктивности роста между 6-м и 7-м возрастом, повторяющееся в большей или меньшей степени, но всегда достаточно явственно для каждого из исследованных индексов (рис. 5).

Длина тела (табл. 2) растет также в геометрической прогрессии с знаменателем, в среднем равным 1,36 (табл. 8).

Логарифмы абсолютных величин линейного роста тела в длину графически располагаются почти на прямой линии (рис. 4). Величины удельной продуктивности роста U длины тела более однородны, чем таковые массы, поэтому графически дают линию, более приближающуюся к прямой. Имеющиеся налицо уклонения аналогичны и наблюдаются в тех же возрастных периодах, как это имеет место в величинах U массы тела, а именно несколько большие величины U между 1-м и 2-м, 9-м и 10-м, а также 6-м и 7-м возрастом. Объяснение также заключается в неактивности 1-го возраста и усиленным накоплением половых продуктов в последних возрастах. Скачок же между 6-м и 7-м возрастом остается и здесь необъяснимым.

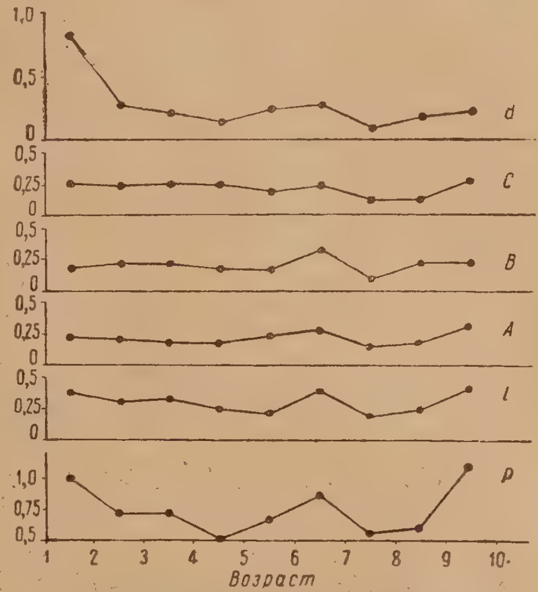


Рис. 5. Кривые величин и по возрастам (обозначения те же, что и на рис. 4)

Линейный рост ширины тела (табл. 3) идет также в геометрической прогрессии с знаменателем, в среднем равным 1,25 и лишь незначительно уклоняющимся в ту и другую сторону от этой цифры. Логарифмы абсолютных величин также располагаются почти на прямой (рис. 4).

Величина U незначительно колеблется. Наиболее крупные колебания также между 1-м и 2-м, 6-м и 7-м, 9-м и 10-м возрастом аналогично предыдущим случаям, объяснение также аналогично. Графически U располагается почти параллельно оси абсцисс (рис. 5).

Длина пронотума (табл. 4) от возраста к возрасту растет в геометрической прогрессии с знаменателем, близким к 1,24; логарифмы его абсолютных величин образуют почти прямую линию (рис. 4). Величина U дает небольшие колебания и графически располагается почти на прямой, параллельной оси абсцисс (рис. 5). Единственный большой скачок имеется между 6-м и 7-м возрастом.

Длина четвертого членика усиков (табл. 5) увеличивается с возрастом в геометрической прогрессии, показатель которой приближается к 1,24. Логарифмы располагаются здесь также на прямой линии (рис. 4). Величина U незначительно колеблется, давая в общем почти прямую линию, параллельную оси абсцисс (рис. 5). Наиболее заметное уклонение величины U находится между шестым и седьмым возрастом.

Аналогичная картина наблюдается при рассмотрении возрастных изменений длины 3-го членика третьей пары ног (табл. 6); то же из-

менение по возрастам абсолютных величин в геометрической прогрессии с знаменателем, близким к 1,34, прямой линией при логарифмировании и с довольно устойчивой величиной U (рис. 5). Надо, впрочем, заметить, что U периода между 1-м и 2-м возрастом почти в 4 раза превышает прочие. Разгадка этого момента заключается в том, что в 1-м возрасте кивсяк обладает чрезвычайно короткими и неразвитыми ногами, лишь после первой линьки проявляющими способность к активному движению. За этот период они значительно вырастают, т. е. удельная продуктивность роста за этот период очень велика. При дальнейших линьках никаких изменений в функциях не происходит и величина U изменяется очень мало.

Сравнивая удельную продуктивность роста каждого из исследованных за весь постэмбриональный период признаков, получим такую картину:

Признак	Величина U (за весь постэмбриональный период)
Масса тела	6,799
Длина тела	2,761
Ширина тела	1,987
Длина пронотума	1,902
Длина 4-го членика усика	1,957
Длина 3-го членика 3-й пары ног	2,507

Наибольшей величиной удельной продуктивности роста обладает масса тела; приблизительно в 3 раза меньше величины U длины тела и почти одинаковой с ней U длины 3-го членика третьей пары ног. Еще меньше величины U трех остальных индексов, почти одинаковых по величине, отличающихся только во втором десятичном знаке.

При строго пропорциональном росте U массы тела должна быть в три раза больше U линейных размеров. У нас же U длины тела несколько больше одной трети U массы, U следующих трех индексов несколько меньше одной трети, а для U членика ног опять немного больше.

Из этого вытекает, что наибольшей интенсивностью отличается рост тела в длину, несколько менее интенсивно проходит рост длины членика ног, еще менее интенсивно и почти одинаково растут тело в ширину, длина пронотума и длина 4-го членика усиков.

Далее представляет большой интерес числовое выражение пропорциональности роста всех упомянутых индексов. Табл. 7 указывает, что величины q, вычисленные по приведенной выше формуле, лишь очень незначительно отличаются от ожидаемых величин. При вычислении отношения разностей логарифмов массы к разности логарифмов линейных размеров при полной пропорциональности роста q для всех возрастов должно было бы быть равно 3; как мы видим из таблицы, эмпирическая величина q несколько меньше, но близка к этому. Отношение же разностей логарифмов линейных размеров при абсолютно пропорциональном росте равно единице.

Даже беглый просмотр цифр табл. 7 показывает, что приближение к ожидаемым числам во всех случаях очень велико и соответствует приведенным выше данным об интенсивности роста исследованных частей. Подтверждением этого является также графическое со-

поставление (рис. 6), где на абсциссе даны логарифмы длины тела и на ординате—логарифмы массы (I) и логарифмы ширины (II). В обоих случаях мы имеем прямые линии, указывающие на линейную зависимость.

Очень близкие для каждого индекса значения величин U по отдельным возрастам указывают на то, что рост живой массы тела, а также линейных размеров тела и исследованных органов от возраста к возрасту равномерен. Кривые величины U как функции возраста незначительно колеблются около прямой параллельной оси абсцисс (на оси ординат—величины U, на абсциссе - возраст), что является графической иллюстрацией сказанного.

Имея интегрированную за каждый ростовый период, а также за весь постэмбриональный период удельную продуктивность роста U, мы, к сожалению, не можем судить о характере этого процесса во времени (так как U является функцией известной стадии роста, а не времени). Базируясь только на известной нам продолжительности первых трех возрастов, можно предполагать, что мы имеем дело с какой-то закономерно падающей формой роста. Это вытекает из того, что в лабораторных условиях длительность 1-го возраста была равна 7 дням, 2-го — 14 дням и 3-го — 28 дням, в то время как удельная продуктивность роста в каждом из этих возрастов оставалась неизменной.



Рис. 6. На абсциссе —log длины тела, на ординате— log веса (I) и log ширины тела (II)

В заключение необходимо упомянуть о коэфициенте Пржибрама. Он менее удобен, чем понятие удельной продуктивности роста для анализа ростовых процессов, так как не допускает суммирования за период любой длительности, но этот коэфициент интересен даваемым ему биологическим объяснением.

По Пржибраму, насекомые с неполным превращением от возраста к возрасту, или от линьки к линьке, увеличивают массу тела вдвое. Причину этого Пржибрам видит в делении (удвоении) клеток тела в течение возраста. Линейные размеры длины тела соответственно этому увеличиваются на величину, равную $\sqrt[3]{2} = \mp 1{,}26$. Действительно, для прямокрылых это правило вполне подтверждается.

Рассмотрение нашего материала с этой точки зрения (табл. 8) дает для массы тела коэфициент, колеблющийся в пределах 1,70 и 1,12, в среднем равный 2.30. Длина же тела дает коэфициент от 2,22 до 1,52, в среднем 1,36, что соответствует увеличению массы в 2,5 раза.

Таким образом, в нашем случае правило Пржибрама не может быть приложено, и если можно в каждом ряду констатировать некоторую однородность коэфициентов, то это вытекает также из приведенных близких значений U. Наиболее же заманчивая часть—биологическое обоснование правила—в нашем случае теряет свою ценность.

В заключение считаю долгом выразить благодарность акад. И. И. Шмальгаузену за просмотр рукописи и сделанные ценные указания.

Таблица 1

Возраст	Средний вес P 1-го экземпляра в г $M \mp m$	log p	U
I	0,00171∓0,00003	0,23300	0,996
II	0,00463∓0,00024	0,66558	0,729
III	0,00960∓0,0003	0,98227	0,734
IV	0,0200 ∓0,0005	1,30103	0,519
V	0,0336 ∓0,0008	1,52634	0,684
VI	0,0666 ∓0,0017	1,82347	0,870
VII	0,1590 ∓0,0057	2,20140	0,566
VIII	0,280 ∓0,038	2,44716	0,607
IX	0,514 ∓0,023	2,71096	1,094
X	1,535 ∓0,055	3,18611	6,799

Таблица 2

Возраст	Средняя длина 1-го экземпляра в мм $M \mp m$	log длины	U
I	4,00∓0,01	0,60206	0,377
II	5,83∓0,04	0,76567	0,306
III	7,92∓0,08	0,89873	0,328
IV	11,00∓0,12	1,04139	0,255
V	14,19∓0,14	1,15198	0,224
VI	17,75∓0,18	1,24920	0,400
VII	26,50∓0,37	1,42325	0,202
VIII	32,42∓1,73	1,51081	0,247
IX	41,51∓0,64	1,61815	0,422
X	63,35∓1,09	1,80140	2,761

Таблица 3

Возраст	Средняя ширина 1-го экземпляра в мм $M \mp m$	log ширины	U
I	0,72∓0,0007	0,85733	0,223
II	0,90∓0,002	0,95424	0,209
III	1,11∓0,005	1,04532	0,181
IV	1,33∓0,008	1,12385	0,185
V	1,60∓0,01	1,20412	0,238
VI	2,03∓0,02	1,30750	0,285
VII	2,70∓0,03	1,43136	0,154
VIII	3,15∓0,15	1,49831	0,187
IX	3,80∓0,06	1,57978	0,325
X	5,26∓0,05	1,72099	1,987

Таблица 4

Возраст	Средняя длина пронотума $M \pm m$	log длины пронотума	U
I	0,40∓0,006	0,60206	0,182
II	0,48∓0,005	0,68124	0,223
III	0,60∓0,003	0,77815	0,223
IV	0,75∓0,010	0,87506	0,182
V	0,90∓0,012	0,95424	0,182
VI	1,08∓0,018	1,03342	0,328
VII	1,50∓0,030	1,17609	0,101
VIII	1,66∓0,040	1,22011	0,235
IX	2,10∓0,037	1,32222	0,244
X	2,68∓0,055	1,42813	1,902

Таблица 5

Возраст	Средняя длина 4-го членика усика $M \mp m$	log длины 4-го членика усиков	U
I	2,00∓0,10	1,30103	0,262
II	2,60∓0,09	1,41497	0,238
III	3,30∓0,05	1,51815	0,253
IV	4,25∓0,08	1,62839	0,239
V	5,40∓0,12	1,73239	0,180
VI	6,47∓0,11	1,81090	0,231
VII	8,15∓0,12	1,91116	0,126
VIII	9,25∓0,13	1,96614	0,131
IX	10,55∓0,16	2,02325	0,291
X	14,12∓0,26	2,14983	1,957

Таблица 6

Возраст	Средняя длина 3-го членика 3-й пары ног $M \mp m$	log длины 3-го членика 3-й пары ног	U
I	0,75∓0,006	0,87506	0,818
II	1,70∓0,01	1,23045	0,230
III	2,25∓0,04	1,35218	0,219
IV	2,80∓0,05	1,44716	0,140
V	3,22∓0,08	1,50786	0,241
VI	4,10∓0,07	1,61278	0,275
VII	5,40∓0,15	1,73239	0,097
VIII	5,95∓0,11	1,77452	0,193
IX	7,22∓0,82	1,85854	0,242
X	9,20∓0,23	1,96379	2,507

Таблица 7

Возраст	q								
	$\frac{P}{l}$	$\frac{1}{A}$	$\frac{1}{B}$	$\frac{1}{C}$	$\frac{1}{D}$	$\frac{A}{B}$	$\frac{A}{C}$	$\frac{B}{C}$	$\frac{P}{C}$
I	2,6	1,7	2,6	1,4	0,46	1,2	0,90	0,70	3,8
II	2,4	1,5	1,4	1,3	1,1	0,95	0,90	0,93	3,0
III	2,2	1,8	1,5	1,3	1,5	0,81	0,70	0,90	2,9
IV	2,0	1,4	1,4	1,06	1,8	1,0	0,80	0,76	2,1
V	3,0	0,94	1,2	1,2	0,93	1,3	1,3	1,0	3,7
VI	2,1	1,4	1,2	1,7	1,4	0,90	1,2	1,4	3,7
VII	2,8	1,3	1,9	1,6	2,1	1,5	1,2	0,80	4,5
VIII	2,4	1,3	1,0	1,8	1,3	0,80	1,4	1,8	4,6
IX	2,5	1,3	1,7	1,4	1,7	1,3	1,4	0,83	3,0
X									

P—масса тела; l—длина тела; A—ширина тела; B—длина пронотума; C—длина 4-го членика усика; D—длина 3-го членика 3-й пары ног.

Таблица 8. Возрастание различных признаков от возраста к возрасту

Признак	Возраст									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	Средние
Масса тела	2,71	2,07	3,12	1,70	2,00	2,41	1,76	1,84	3,00		2,30
Длина	1,46	1,36	1,39	1,29	1,25	1,49	1,22	1,28	1,52		1,36
Ширина	1,25	1,23	1,20	1,20	1,27	1,33	1,17	1,20	1,38		1,25
Длина пронотума	1,20	1,25	1,25	1,20	1,20	1,39	1,10	1,26	1,28		1,24
Длина членика усиков	1,30	1,27	1,29	1,27	1,20	1,26	1,13	1,14	1,34		1,24
Длина членика ног	2,27	1,32	1,20	1,15	1,27	1,31	1,10	1,21	1,27		1,34

ЛИТЕРАТУРА

1. Левитт М. М., Деякі дані про постембріональный ріст прядки сосновоі. Тр. физ. мат. від. ВУАН, XII, 1929.—2. Он же, Про постембріональный ріст личинок деякіх лускокрильців, там же. 1930.—3. Przibram H., Form und Formel im Tierreiche, Leipzig, 1922.—4. Шмальгаузен И. И., акад. Определение основных понятий и методика исследования роста, Сборник „Рост животных", Биомедгиз, 1935.—5. Он же. Рост и диференцировка, там же.—6. Он же. Ріст організмів, Медвідав., Київ, 1932.—7. Шпет Г. И., Розвіток систематичных відмін в онтогенезі. Досліджения над простокрильцямі (Збірнік дослідів над онтогенезом тварін, Инст. зоол. та біол.—ВУАН, 1933.—8. Он же, Розвіток вторінних статевих ознак в онотгенезі Chorthippus parallelus Zett, Збірнік біол.. Інст. ВУАН, 1930.

POSTEMBRYONIC GROWTH IN THE PACHYIULUS FLAVIPES C. L. KOCH (DIPLOPODA)

by V. M. Dirsh

Summary

1. The curves of the body weight growth as well as those of linear growth of the body and different organs in Pach. flavipes C. L. Koch when expressed in logarithms, may be transformed into straight or nearly straight lines. The values of the relative velocity of growth give highly comparable numbers for each character, running almost parallel with the axis of abscissae. (More considerable deviations in two cases may be explained by reasons of biological character).

2. The calculated values of q, being near the theoretical ones in all cases, indicate a proportional growth of the body weight alongside with that of linear body size and organs investigated. All these indexes, taken in different combinations, give a value of q, closely approaching the theoretically postulated one.

3. Przibram's law of growth changes in arthropods finds no confirmation for Pachyiulus flavipes C. L. Koch.

4. Contrary to the current opinion as to all Diplopoda hatching with three pairs of legs, Pach. flavipes hatch with twenty seven pairs.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 2

О СРАВНИТЕЛЬНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ И ГИБЕЛИ СЕРОЙ ПОЛЕВКИ (MICROTUS ARVALIS PALL.) И СТЕПНОЙ ПЕСТРУШКИ (LAGURUS LAGURUS PALL.)

Н. П. Наумов

Из лаборатории зоологии позвоночных Института зоологии Московского государственного университета

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа представляет второе сообщение[1] о наблюдениях над размножением и гибелью мышевидных грызунов на юге Украины в зоне „степей Бердянско-Мариупольского массива" (красочный типце-ковыльник) (Е. Лавренко).

Наблюдательный пункт, находящийся в Бердянском районе Днепропетровской области (в 40 км севернее Бердянска), вел работы в 1934 г. с 14.IV по 23.V, с 5 по 17.VI, с 23.X по 6.XI и в 1935 г.— с 23.II по 5.III, с 1.V по 1.VIII и с 26.X по 5.XI.

В каждый из названных сроков производились учеты численности мышевидных грызунов во всех стациях (местообитаниях), что позволило для каждого сезона вычислить общую численность животных на так называемом объединенном гектаре[2] (Ю. Ралль, 1935) и получить представление о ее динамике. При учетах, производившихся с помощью „круговых площадок" (Н. Бируля, 1934), велась сплошная раскопка нор и поголовный вылов зверьков на всех пробных площадях.

Выловленные грызуны и послужили материалом для настоящего исследования.

Как видно из изложенного, этот материал представляет действительную пробу из популяции, правильно отражая ее возрастной и половой состав.

Выловленные животные исследовались в лаборатории, причем производились обмеры, взвешивание и вскрытие для описания состояния половых органов. При этом мерилась длина семенников и эмбрионов и подсчитывалось число черных пятен на матке, показывающее количество рожденных детенышей.

За время работы было собрано:

[1] Н. П. Наумов, Размножение и гибель серой полевки, сборник Научно-исследовательского института зоологии МГУ, в. 3, М., 1936.

[2] Для удобства расчетов нами взят не один, а сто гектар, что увеличило в сто раз все цифры, но не изменило их соотношения.

Виды		1934 г. 14.IV—23.V	5—17.VI	26.X—5.XI	1935 г. 25.I—3.III	1.V—1.VIII	26.X—3.XI	Всего
Серая полевка (Microtus arvalis Pall.)	Самцы (Males)	79	44	22	9	7	15	176
	Самки (Females)	98	66	27	6	25	13	235
	Молодые (Young)	188	64	8	—	51	6	317
	Всего (Total)	365	174	57	15	83	34	728
Степная пеструшка (Lagurus lagurus Pall.)	Самцы (Males)	—	—	16	6	70	66	158
	Самки (Females)	—	—	21	5	101	39	166
	Молодые (Young)	—	—	5	—	116	—	121
	Всего (Total)	—	—	42	11	287	105	445

Общее количество материала невелико. Его особенно недостаточно для характеристики весеннего периода, но совпадение данных, полученных при обработке ряда показателей, взаимно контролирующих друг друга, позволяют изложить основные выводы, однако придав им значение предварительных соображений.

По существу, в работе мы стремимся не столько решить, сколько поставить некоторые вопросы о закономерностях изменений численности мышевидных грызунов.

I. СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО ИНТЕНСИВНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ

Интенсивность размножения особи может быть характеризована скороспелостью (возрастом половой зрелости), величиной выводка и частотой размножения (числом пометов за год, зависящим от длительности беременности). Для определения плодовитости популяции животных к указанному следует прибавить процент размножающихся самок (размеры яловости) и реальную продолжительность жизни самок или скорость их отмирания, определяющую количество действительно приносимых в течение всей жизни выводков.

Скороспелость. У обоих видов размножение начинается относительно рано. Наиболее ранние случаи явной беременности у серой полевки отмечены при весе в 12,6 (зародыши длиной 0,5 мм), в 12,95 (зародыши по 1,5 мм), в 13 и 13,5 (зародыши по 0,8 мм), в 13,95, 14 и 14,2 г (зародыши по 5 мм).

Уже рожавшие самки попадались весом в 19,5 и 20 г. Набухшие увеличенные матки, может быть, уже имеющие оплодотворенные яйца, встречались, начиная с веса в 9 г. Веса, при которых встречены явно беременные самки, соответствуют возрасту примерно в 1,5 м.

У степной пеструшки явно беременные самки имели наименьший вес в 11,5, 12,3 (зародыши по 0,7 мм), в 12,3 (зародыши по 0,5 мм) и в 13,6 г (зародыши по 1,5 мм). Рожавшие самки встречались весом в 16,4 и 18,6 г. При меньшем общем весе пеструшки по сравнению с серой полевкой возраст половой зрелости у них совпадает.

Величина выводка. Как показали работы Rörig G. und Knoche E. (1916), Backer J. and Ranson R. (1932) и др., величина выводка у мышевидных грызунов изменяется в зависимости от возраста животных и условий их существования. То же наблюдали и мы.

Для серой полевки это иллюстрируется следующими таблицами.

Изменения величины выводка в отдельные сезоны двух лет наблюдений происходили следующим образом.

Таблица 1. Величина выводка в различных весовых (возрастных) группах у серой полевки (Microtus arvalis Pall.)

Size of the litter of the field vole in different groups according to weight (age)

	Весовые группы самок (Weight groups of females)					
	до 15 г. (to 15 gr)	15,1—20 г	20,1—25 г	25,1—30 г	Свыше 30 г (above 30 gr)	В среднем (average)
Число исследованных самок (Number of females examined)	12	22	37	36	26	133
У них величина среднего выводка . . . . Size of their average litter)	4,7	4,9	5,3	5,7	5,9	5,4

Таблица 2. Изменения величины среднего выводка у серой полевки (Variations in size of average litter of the field vole)

	14.IV—23.V 1934	5—17.VI 1934	23.X—6.XI 1934	1.V—VIII 1934	26.X—3.XI 1935	В среднем (average)
Среднее арифметическое M . . . (Mean arithmetic size)	5,637	4,87	4,59	5,905	5,0	5,427
Средняя ошибка $\pm m$ . . . . . . (Mean error)	0,093	0,216	0,202	0,29	0,44	0,087
Квадратическое уклонение $\pm \delta$ . . (Quadratic deviation)	0,82	1,204	0,533	1,303	1,16	1,041
Число исследованных самок . . . (Number of females examined)	77	31	7	21	7	143

Здесь достоверна разность лишь между первым и вторым сроком ($t = 3{,}2$). В остальных случаях мы видим тенденцию, в которой нельзя быть абсолютно уверенным при оперировании с таким небольшим материалом. Однако она хорошо согласуется с наблюдениями над условиями существования этого грызуна и изменениями его численности. В 1934 г. широко расселенная серая полевка, встречавшаяся почти во всех типах стаций, подверглась воздействию весенне-летней засухи и к осени очень сильно уменьшила свою численность, сохранившись лишь в участках с мезофитной растительностью (балки и долина реки). Этому вымиранию сопутствовало падение интенсивности размножения, отмеченное уже с июня. В течение всего 1935 г. этот зверек встречался лишь в бурьянниках балок и долины реки, где, несмотря на повторную засуху (в отличие от 1934 г. засуха была осенней), размножался интенсивнее, чем в предшествующем году. Причину этого мы видим в том, что грызун населял оптимальную стацию (стация переживания), в которой был защищен от неблагоприятных воздействий и обильно снабжен кормом.

Отмеченное в оба года падение величины среднего выводка к осени зависит, с одной стороны, от ухудшения питания полевок, что, повидимому, может иметь место не каждый год, а, с другой стороны, от омоложения популяции. К этому времени старые возрастные группы вымирают, почему предельные веса зверьков уменьшаются,

и основную массу производителей составляют молодые зверьки первого и второго выводков, родившиеся текущим летом. Как показывает первая таблица, их средние выводки малочисленнее выводков более взрослых зверьков, таким образом, даже независимо от условий существования интенсивность размножения полевок к осени падает. Сходная же картина наблюдалась и для степной пеструшки.

Таблица 3. Величина выводка в различных весовых (возрастных) группах у степной пеструшки (Lagurus lagurus Pall)

Size of the litter of the steppe lemming in different groups according to weight (age)

	Весовые группы самок Weight groups of females					
	0—152 г (to 15 gr)	15,1—25 г	20,1—25 г	25,1—30 г	Свыше 30 г (above 30 gr.	В среднем (average)
Число исследованных самок . . . . (Number of females examined)	7	27	26	27	5	92
У них величина среднего выводка . . . (Size of their average litter)	5,1	5,9	5,8	6,0	7,4	5,9

Таблица 4. Изменение величины среднего выводка у степной пеструшки (Variation in size of average litter of the steppe lemming)

	23.X—6.XI 1934	5.V—4.VII 1935	16.VII-1.VIII 1935	26.X—3.XI 1935	В среднем (average)
Среднее арифметическое M . . . . (Mean arithmetic size)	5,429	6,645	5,659	5,081	5,9
Средняя ошибка ± m . . . . (Mean error)	0,37	0,321	0,136	0,368	0,149
Квадратическое уклонение ± δ . . . . (Quadratic deviation)	0,974	1,788	0,874	1,221	1,416
Число исследованных самок . . . . (Number of females examined)	7	31	40	14	92

Здесь достоверна разность между II и IV сроком (t = 3,2) и не вполне достоверны разности между I и II (t = 2,98), II и III (t = 2,82) сроками наблюдений.

В отличие от серой полевки степная пеструшка осенью 1934 г. энергично расселялась с водоразделов (пашни) вниз по склонам к долине реки, занимая освобождаемые первым грызуном стации (местообитания). Будучи менее прихотливым в выборе пищи и охотно поедая засухоустойчивые узколистые злаки (ковыли, типец и др.), пеструшка в этой обстановке получила преимущество перед серой полевкой и к лету 1935 г. заняла ее место, став численно наиболее обильным видом. Это положение зверек удержал и к осени 1935 г.,

чему, повидимому, помогла засуха во вторую половину лета и осенью этого года. Но, выйдя из своих оптимальных стаций (на водоразделе), пеструшка попала в разнообразные условия, населив и менее благоприятные для нее типы местообитаний, в результате чего констатируем некоторое снижение средней величины выводка. Следовательно, в обоих случаях широко расселившиеся виды имели пониженную плодовитость (в 1934 г. серая полевка, в 1935 г. степная пеструшка). Поэтому можно думать, что размеры среднего выводка у пеструшек, живущих в оптимальных стациях (в годы депрессии численности), выше величины выводка в годы широкого расселения этого вида. На это указывают данные на осень 1934 г.

В среднем число молодых в выводке у степной пеструшки выше, чем у серой полевки. В этом убеждает рис. 1, где можно сравнить годы одинаково широкого расселения этих видов.

Частота выводков. По Rorig und Knoche (1916), для серой полевки промежуток между двумя родами равен примерно 20—30 дням. Ту же частоту выводков у этого вида в природных условиях наблюдали мы в 1934 г. (Наумов, 1936). Для степной пеструшки этих данных, к сожалению, не имеем. При близости остальных показателей размножения можно думать, что длительность беременности степной пеструшки и зависящий от нее промежуток между рождением выводков сходны у этих двух видов.

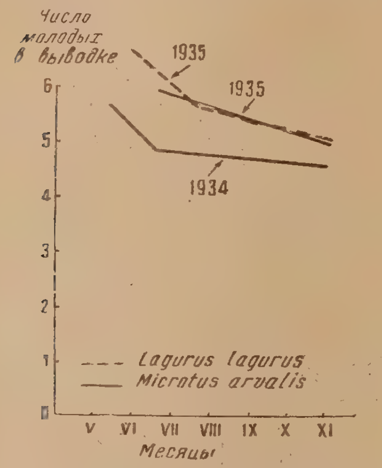


Рис. 1. Изменения величины среднего выводка у полевок

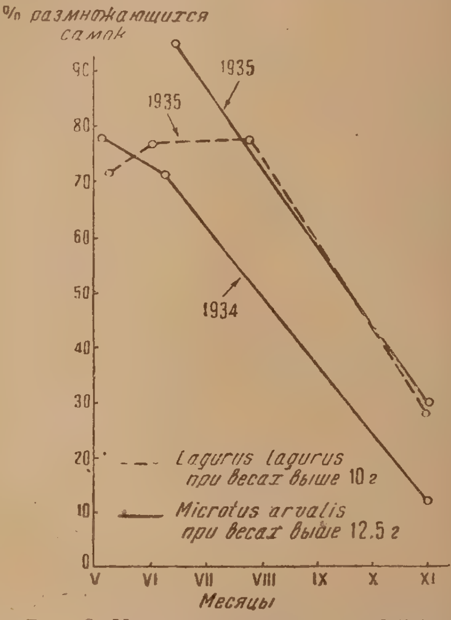


Рис. 2. Изменения процента размножающихся самок у полевок

Процент размножающихся самок. Относительно редко все половозрелые самки принимают участие в размножении. Некоторый процент их, в отдельные сезоны очень большой, по разным причинам остается холостым.

В 1934 г. нам удалось показать, что процент колеблется согласно с изменениями условий обитания (Наумов, 1936). Это же потвердили и наблюдения 1935 г.

Таблицы 5 и 6 показывают значительную изменчивость процента размножающихся самок в различные сезоны в связи с изменением условий обитания (рис. 2). В благоприятные периоды среди молодых зверьков, уже приблизившихся или вступивших в возраст половой

зрелости, явно беременными или имеющими детей оказываются 55—56% самок. В более взрослых группах размножаются по существу все самки. По мере высыхания растительного покрова опадения семян и уменьшения числа насекомых, т. е. в результате ухудшения питания, резко падает процент размножающихся самок во всех группах. Это особенно сказывается на молодых животных (падение в 5—10 раз) и менее заметно для взрослых, что позволяет говорить о задержке развития молодых зверьков. Осеннее сокращение интенсивности размножения—явление ежегодное. Однако его размеры подвержены значительным колебаниям. Обширный литературный материал, собранный П. Свириденко (1934), показывает, что в благоприятные годы размножение затягивается, а при обилии ценных кормов (в скирдах хлеба, ометах и т. п.) может длиться и зимой.

Сравнивая между собой две последних таблицы, мы можем, как и при сопоставлении размеров средних выводков, отметить, что пеструшка плодовитее серой полевки. В 1935 г. широко расселившиеся не только в оптимальных стациях, но и в менее благоприятных участках пеструшки, испытавшие к тому же влияние резко выраженной засухи во вторую половину лета (рис. 3), сократили процент размножающихся самок к осени до 28, тогда как в предшествующие годы даже в лучших условиях серая полевка в тот же сезон имела всего 11,7% размножавшихся самок. В 1935 г. этот вид, занимая лишь оптимальные стации, имел к осени только 30% размножающихся самок, тогда как усиленно размножавшаяся в 1934 г. пеструшка имела 46,6%. Следовательно, подавленное размножение пеструшки почти равно интенсивному размножению серых полевок, что хорошо видно на рис. 1 и 2, где кривые величин выводка и процента размножающихся самок почти совмещаются для серой полевки и степной пеструшки в 1935 г., который мы характеризовали как год повышенного размножения для первой и несколько подавленного для второй.

Объяснения констатированного различия следует искать в экологических особенностях этих видов. Обитательница сухой степи и полынной полупустыни пеструшка живет среди относительно разреженного растительного покрова, не достигающего большой высоты и не создающего зверьку хорошей защиты от хищников (особенно пернатых). В связи с этим этот грызун роет более сложные и длинные норы. Серая полевка—обитатель бурьянов. Часть подземных ходов колонии этого зверька заменена хорошо протоптанными надземными тропками среди густого и высокого растительного покрова, гарантирующего ей лучшую защиту от хищников. Несмотря на большую сложность нор, пеструшка, видимо, гибнет от хищников больше, чем полевка, и ее повышенную плодовитость, повидимому, следует рассматривать как приспособление к своеобразным условиям существования в южных степях и полупустынях.

Влияние на размножение условий обитания

Экспериментальные работы Rörig und Knoche (1916), Backer and Ranson (1932) и мн. др. показали, что не только корм, его состав, обилие или недостаток витаминов в нем, но и свет, температура и другие факторы среды влияют на интенсивность размножения. Вышеприведенные таблицы и диаграммы такую изменчивость отмечают. В нашем случае первопричиной явились метеорологические условия и в первую очередь количество осадков (рис. 3). Ярко выраженная весенняя засуха 1934 г., подавив размножение серой полевки, не повлияла

Таблица 5. Изменения процента размножающихся самок у серой полевки
(Percentage variations of gravid and nursing females in field vole during the different seasons)

Весовые группы (Weight groups)	14.IV—23.V.1934			5—17.VI.1934			23.X—6.XI.1934			24.II—3.III.1935			1.V—1.VIII.1935			26.X—3.XI.1935			Итого		
	Исслед. самок (Number of females examined)	Размнож. (Number of gravid and nursing females)		Исслед. самок (Number of females examined)	Размнож. (Number of gravid and nursing females)		Исслед. самок (Number of females examined)	Размнож. (Number of gravid and nursing females)		Исслед. самок (Number of females examined)	Размнож. (Number of gravid and nursing females)		Исслед. самок (Number of females examined)	Размнож. (Number of gravid and nursing females)		Исслед. самок (Number of females examined)	Размнож. (Number of gravid and nursing females)		Исслед. самок (Number of females examined)	Размнож. (Number of gravid and nursing females)	
		Число (Number)	%		Число (Number)	%		Число (Number)	%		Число (Number)	%		Число (Number)	%		Число (Number)	%		Число (Number)	%
12,5—22,5 г . .	38	21	55,3	23	12	52,2	15	1	6,6	6	—	0	6	5	83,3	6	—	0	94	39	41,5
22,6—32,5 г . .	41	39	95,1	19	17	89,5	1	—	0	—	—	—	9	9	100	4	3	75	74	68	91,9
Свыше 32,5 г . . (above 32,5 gr)	5	5	100	7	6	85,7	1	1	100	—	—	—	3	3	100	—	—	—	16	15	93,8
Всего . . . . . . (Total)	84	65	77,4	49	35	71,4	17	2	11,7	6	—	0	18	17	95,0	10	3	30	184	122	66,3

Таблица 6. Изменение процента размножающихся самок у степной пеструшки
(Percentage variations of gravid and nursing females in steppe lemming during the different seasons)

Весовые группы (Weight groups)	23.X–6.XI.1934			24.II–3.III.1935			3.V–10.VI.1935			27.VI–1.VIII.1935			26.X–3.XI.1935			Итого		
	Исслед. самок (Number of females examined)	Размнож. (Number of gravid and nursing females)		Исслед. самок (Number of females examined)	Размнож. (Number of gravid and nursing females)		Исслед. самок (Number of females examined)	Размнож. (Number of gravid and nursing females)		Исслед. самок (Number of females examined)	Размнож. (Number of gravid and nursing females)		Исслед. самок (Number of females examined)	Размнож. (Number of gravid and nursing females)		Исслед. самок (Number of females examined)	Размнож. (Number of gravid and nursing females)	
		Число (Number)	%		Число (Number)	%		Число (Number)	%		Число (Number)	%		Число (Number)	%		Число (Number)	%
От 10 до 20 г	11	3	27,3	2	—	0	16	9	56,2	27	15	55,5	19	2	10,5	75	29	38,6
От 20,1 до 30 г.	4	4	100	2	—	0	10	10	100	23	23	100	6	5	83,3	45	42	93,3
Свыше 30 г (above 30 gr)	—	—	—	—	—	—	2	2	100	3	3	100	—	—	—	5	5	100
Всего (Total)	15	7	46,6	4	—	0	28	21	75,0	53	41	77,4	25	7	28,0	125	76	60,8

сколько-нибудь заметно на степную пеструшку, в то время обитающую на озимях (в оптимальных стациях) (см. рис. 1 и 2). Повторение засухи в 1935 г., но уже во вторую половину лета, угнетающе отразилось на плодовитости даже этой формы, к этому времени широко расселившейся. Серая полевка, сохранившаяся в 1935 г. только в бурьянниках балок и долины реки, не испытала подавляющего влияния засухи, будучи защищенной от него условиями существования в своих оптимальных стациях или «стациях переживания». На заливной террасе реки и в балках с их обычными ключиками и родниками увлажнение было достаточным, и растительность развилась хорошо. Непосредственной причиной изменений интенсивности размножения явились условия питания. Развитие растительного покрова в 1934 и 1935 гг. было подавлено. Это выражалось в меньших размерах растений по сравнению с их величиной в 1933 г. (примерно в два раза) и в их ускоренной вегетации (цветении и созревании). Уже в июне 1934 г. и августе 1935 г. степь выгорела, представляя безжизненную серо-бурую равнину. К этому времени отмечено нечто подобное голоданию грызунов. В конце июля 1935 г. пеструшка в массе поедала василек (Centaurea diffusa), курай (Salsola kali) и ряд других растений, которые она обычно не трогает при наличии лучшей пищи. Высокий процент эмбриональной смертности (резорбции эмбрионов) за эти периоды, который показан ниже, тоже служит несомненным признаком истощения зверьков.

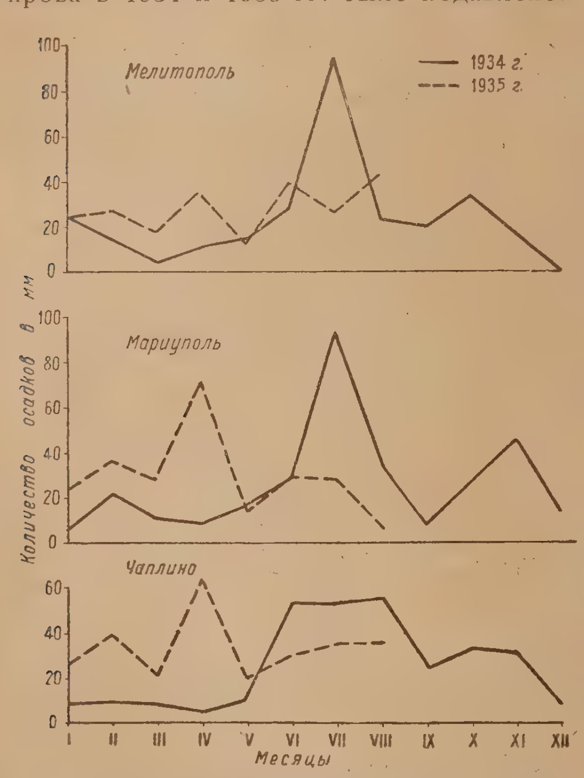


Рис. 3. Количество осадков по месяцам на трех соседних с местом наблюдений станциях за 1934 и 1935 гг.

Продолжительность жизни

Реальная продуктивная способность популяции зависит так же от действительной продолжительности жизни самок. Для определения последней необходимо установление предельной продолжительности жизни животных и возрастного состава популяции. Наблюдения Рерига и Кнохе (1916) при опытах клеточного разведения серой полевки показали, что отдельные особи доживают почти до 2 лет (619, 624 и 656 дней), достигая веса в 60—65 г. В работе 1936 г. (Н. Наумов, 1936) мы показали, что в природе предельный возраст значительно (почти вполовину) снижен. Это подтверждается и новыми материалами.

Материал, собранный за сезон размножения, т. е. включающий все возрасты, был разбит нами на возрастные группы на основании весов животных. Необходимо признать, что вес и весовой прирост

как возрастной признак не могут считаться вполне надежными. Известны значительные индивидуальные колебания в росте, периодические изменения прироста в различные сезоны, зависимость его от условий питания и т. п. Но, к сожалению, для полевок вес и приросты веса пока являются единственно известным и сколько-нибудь изученным возрастным признаком. Тщательно проанализировав данные Рерига и Кнохе, сопоставив их с нашими наблюдениями и весовыми кривыми проб из популяций, где в начале сезона размножения довольно ясно намечаются вершины, соответствующие отдельным выводкам[1], мы приняли следующую величину прироста для разных возрастов и выделили такие возрастные группы.

Таблица 7

Возраст в месяцах (Age in months)	Серая полевка (The field vole)			Степная пеструшка[2] (The steppe lemming)	
	дневной прирост в г (Dayly growth in gr.)	вес в г weight in gr.		дневной прирост в г (Dayly growth in gr.)	вес в г (weight in gr.)
		самцы	самки		
1	0,27	До 10,0	До 7,5	0,14	До 6
2	0,4	10,1—20,0	7,6—15,0	0,20	6,1—12,0
3	0,4	20,1—30,0	15,1—22,5	0,18	12,1—17,5
4	0,3	30,1—37,5	22,6—27,5	0,16	17,6—22,0
5	0,2	37,6—42,5	27,6—30,0	0,14	22,1—26,5
6	0,12	42,6—45,0	30,1—32,5	0,12	26,6—30,0
7	0,05	45,1—47,5	32,6—35,0	0,10	30,1—32,5
8	0,03	Свыше 47,5	Свыше 35,0	0,08	Свыше 32,5

Взяв имевшийся у нас массовый материал за период размножения, мы получили следующую таблицу.

Таблица 8

Возраст в месяцах (Age in months)	Серая полевка (field vole) с 14.IV по 17.VI.1934 from to			Степная пеструшка (steppe lemming) с 3.V по 1.VIII.1935 from to		
	самцы	самки	итого (Total)	самцы	самки	итого (Total)
1	—	—	274	—	—	134
2	53	52	105	20	25	45
3	22	38	60	13	23	36
4	17	26	43	12	18	30
5	9	21	30	9	15	24
6	1	13	14	5	12	17
7	1	10	11	4	4	8
8	—	2	2	—	1	1
Всего . . .	103	162	539	63	93	295

Считая возможным использовать для обработки не единовременно в небольшой отрезок времени взятую пробу из популяции, а

[1] Прослеживая перемещения этих вершин на кривых в разные декады, можно получить представление о скорости прироста.

[2] У степной пеструшки самцы не отличаются по весу от самок.

сумму сборов за сезон размножения, мы основывались на существовании почти непрерывного размножения наших грызунов, когда в любой день можно было встретить только что родившиеся выводки, молодых и взрослых зверьков всех возрастов. При этом положении суммирование небольших сборов за отдельные промежутки не искажало соотношения возрастных групп. Понятно, что такая операция не допустима при работе с материалом, добытым в различные сезоны.

Пользуясь полученными возрастными кривыми, мы вычислили показатели смертности для отдельных возрастных групп.

Для вычисления использована формула:

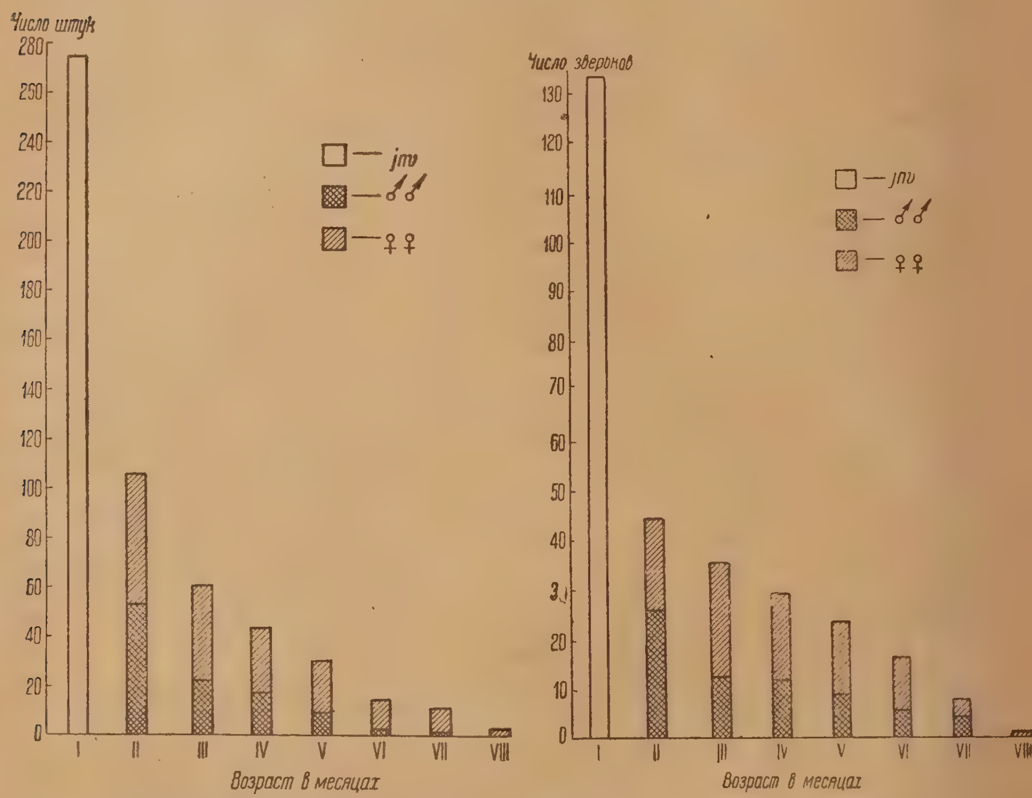


Рис. 4. Возрастный состав популяции серой полевки в сезон размножения (14.IV—17.VI.1934 г.)

Рис. 5. Возрастной состав популяции степной пеструшки в сезон размножения (3.V—1.VIII.1935 г.)

(1) $K = \frac{\lg n_1 - \lg n_2}{(t_2 - t_1)\,0{,}434}$ и (2) $\lg S = -K.0{,}434$,

где

n_1 — численность I группы; t_1 — возраст I группы;

n_2 — » II » t_2 — » II »

K — коэфициент смертности; S — процент переживших данный отрезок времени животных.

При этом получена следующая таблица (табл. 9).

Эта и предшествующая таблица, к цифрам которых надо подходить осторожно вследствие недостаточной надежности возрастного критерия, тем не менее довольно ясно указывают на близость двух видов полевок. И предельные возрасты, и скорость отмирания зверьков здесь удивительно совпадают, и вряд ли это может быть названо

Таблица 9

Возраст в декадах (Age in decades)	Серая полевка (The field vole) K коэфициент смергности (Coefficient of mortality)	L % переживающих за декаду (Percent of survival per decade)	M Смертность за декаду в % (Mortality per decade)	Степная пеструшка (The steppe lemming) K Коэфициент смертности (Coefficient of mortality)	L % переживающих за декаду (Percent of survival per decade)	M смертность за декаду в % (Mortality per decade)
1—3	0,319	72,7	27,3	0,364	69,5	30,5
4—6	0,186	83,0	17,0	0,075	92,8	7,2
7—9	0,111	89,5	10,5	0,061	94,1	5,9
10—12	0,12	88,7	11,3	0,074	92,9	7,1
13—15	0,254	77,6	22,4	0,115	89,1	10,9
16—18	0,08	92,3	7,7	0,251	77,8	22,2
19—24	0,508	56,7	43,3	0,693	50,0	50,0
4—24	0,203	81,6	18,4	0,195	82,3	17,7
1—24	0,219	80,3	19,7	0,218	80,4	19,6

случайностью. Подтверждая соображения прошлого года, можно указать на 8—9 месяцев как предельный возраст двух наших полевок. Пользуясь этими цифрами, можно вычислить среднюю продолжительность жизни и среднюю продуктивность этих грызунов.

Принимая переживание (L) за первые два месяца в 46,8% для серой полевки и в 52,4% для степной пеструшки (к концу каждого месяца), а для возрастов свыше двух месяцев соответственно 55,5 и 53,4%[1], вычисляем процент самок, доживающих до определенного возраста. При этом получаем следующее:

Таблица 10

В возрасте (Age)	Серая полевка (The field vole) из 100 родившихся самок сохраняются (of 100 born females survive)	за месяц погибают (Mortality per month)	доживают до этого возраста (Perish next month)	Степная пеструшка (The steppe lemming) из 100 родившихсь самок сохраняются (of 100 born females survive)	за месяц погибают (Mortality per month)	доживают до этого возраста (Perish next month)
К концу 1 месяца (By the end of 1st month)	46,8	52,2	24,9	52,4	47,6	24,9
» » 2 »	21,9	24,9	9,8	27,5	24,9	12,8
» » 3 «	12,1	9,8	5,4	14,7	12,8	6,9
» » 4 »	6,7	5,4	3,0	7,8	6,9	3,7
» » 5 »	3,7	3,0	1,6	4,1	3,7	1,9
» » 6 »	2,1	1,6	0,9	2,2	1,9	1,0
» » 7 »	1,2	0,9	0,5	1,2	1,0	0,6
» » 8 »	0,7	0,5	0,7	0,6	0,6	0,6
Свыше 8 » (above 8 month)	0	0,7		0	0,6	

[1] Вычислено тем же способом по табл. 8.

В этой таблице в графе „доживают до этого возраста" помещены животные, доживающие только до данного возраста и отмирающие в течение следующего месяца.

Достигают возраста плодоношения и приносят потомство всего лишь 22—27% от числа родившихся. Если принять, что интервал между выводками равен в среднем одному месяцу, то число рожденных выводков сотней самок за время с их рождения до полного вымирания даже без учета зимнего перерыва в размножении равно всего 48 у серой полевки и 58 у степной пеструшки.

Из числа достигнувших половой зрелости и размножающихся самок примерно 45% приносит по одному выводку, 25%—по два выводка и около 14% самок—по три выводка. Всего только 16% самок от числа достигших возраста размножения или 3—4% от общего числа родившихся самок могут принести свыше трех выводков. Эти расчеты вполне подтверждаются данными вскрытий. Примерно для половины размножившихся самок при просмотре их маток была отмечена однократная беременность, сравнительно редко отмечалась двукратная и еще реже трехкратная беременность[1]. Случаи многократных родов при сравнительно быстром исчезновении черных пятен вообще не могли быть отмечены с достаточной уверенностью.

Таким образом, реальная плодовитость популяции полевок в нашем случае далеко не соответствует тем феерическим цифрам, которые часто приводятся. В связи с этим обстоятельством становится понятно, почему годы обилия этих грызунов обычно отделены друг от друга некоторым промежутком. Несмотря на весьма высокий прирост численности, здесь все же нет того безудержного бурного размножения, которое даже при небольшом начальном числе производителей в состоянии вызвать массовое появление полевок. Необходим некоторый период предварительного накапливания численности, обычно исчисляющийся несколькими годами.

II. СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О СМЕРТНОСТИ ПОЛЕВОК

Общая смертность. Разобранное выше распределение по возрастным группам проб из популяции, взятых в сезон размножения, позволяет вычислить и общие размеры гибели. Они представлены в табл. 9. Как и следовало ожидать, смертность молодых, неразвитых и менее стойких зверьков выше, чем смертность взрослых, которая в общем в разных возрастных группах одинакова, за исключением самых старших, где опять как бы намечается некоторое ее усиление. Заслуживает быть отмеченным, что размеры детской гибели у серой полевки, вычисленные этим путем, прекрасно совпали с процентом смертности молодежи этого грызуна, определенной ранее (Н. Наумов, 1936) путем учетов численности молодых зверьков (26,7 и 27,3% за декаду).

Совпадение размеров гибели серой полевки и степной пеструшки (средний размер гибели для всех групп в общем у серой полевки 19,7%, у пеструшки 19,6% за декаду) указывает на близость этих двух жизненных форм. Наблюдение подтверждает это соображение, так как обе полевки в нашем районе занимали одну и ту же экологическую нишу, за время наших наблюдений сменив одна другую, но при большей плодовитости пеструшка в состоянии лучше сопротивляться неблагоприятным условиям и, повидимому, может

---

[1] Производилось исследование черных пятен на матке — следов старой беременности.

дольше удержать господствующее положение, будучи более приспособленной к условиям существования в засушливых районах. Быстрое, почти катастрофическое сокращение численности серой полевки, наблюдавшееся во время засухи 1934 г., подтверждает это соображение.

Кроме использования возрастной кривой, наши материалы допускают вычисление размеров гибели полевок еще двумя различными путями: по размерам абсолютной убыли за зимний период и по уменьшению величины среднего выводка.

З и м н я я у б ы л ь. Прямыми наблюдениями установлено, что зимой 1934/35 г. оба вида полевок в районе наших набюдений не размножались. Это подтверждается, кроме того, низким процентом размножавшихся самок осенью 1934 г. и состоянием полного покоя половых органов зверьков, выловленных в феврале и начале марта 1935 г. Сравнение данных учета, произведенного в октябре—ноябре 1934 г., с результатами учета в феврале—марте 1935 г. показывает значительное уменьшение количества как степной пеструшки, так и серой полевки, бывшее, следовательно, результатом их зимней гибели. Весенний учет производился во время таяния снега и совпал, как показали полевые наблюдения (Н. Наумов, 1936), с усиленной гибелью зверьков несомненно увеличившейся в это время по сравнению с зимней смертностью. Вычисление процента гибели полевок по формуле, использованной выше [1], дало следующие результаты. Гибель за декаду с 30.X.1934 г. по 28.II.1935 г. характеризовалась: для серой полевки коэфицентом смертности $K = 0{,}14$ и процентом смертности $= 13{,}06$ (к начальному количеству). Для степной пеструшки $K = 0{,}1197$ и процент смертности за декаду $= 11{,}27$.

Отметим близость этих цифр и укажем, что повышенная смертность серой полевки понятна как результат ухудшенного вследствие засухи питания и последующего истощения зверьков. Последнее подтверждается значительным процентом рассасывающихся эмбрионов (см. ниже). Пеструшка зиму провела преимущественно на озимях, обеспеченная кормом и защитой в виде хорошего снегового покрова.

В общем размеры зимней гибели не только абсолютно, но и относительно ниже летних. В нашем случае это понятно, так как гибель в основном зависела от вылавливания хищниками. Зимой 1934/35 г. пернатые хищники практически отсутствовали, чем выключался один из наиболее мощных факторов смертности. Величина зимней гибели определялась, следовательно, четвероногими хищниками, случайными причинами и, вероятио, в некоторых случаях сильными морозами. Наши цифры показывают, что сумма этих факторов действовала с меньшей интенсивностью, чем сумма факторов смертности летом.

Размеры гибели весной и осенью (время затяжных дождей, пролета хищников и половодья), несомненно, выше зимних. Установить эти различия мы не можем. Следует, однако, указать, что весенняя и осенняя гибель грызунов при наших сроках учета оказалась частично захваченной.

О т м и р а н и е в ы в о д к о в. Молодые зверьки, еще не покинутые матерью, могут гибнуть от трех причин: во-первых, имеет место

---

[1] Коэфициент смертности вычисляется по формуле $K = \frac{\lg n_1 - \lg n_2}{(t_2 - t_1)\, 0{,}434}$, где n_1 — численность, учтенная в первый срок t_1, n_2 — численность животных во второй срок учета t_2 По K определялся процент переживающих декаду животных $\lg S = -K \cdot 0{,}434$, а отсюда и процент смертности.

эмбриональная смертность (резорбция зародышей), во-вторых, полностью гибнут выводки в случае смерти матери и, в-третьих, от различных случайных причин могут гибнуть отдельные молодые зверьки в выводке. Индивидуальная гибель молодых, уменьшающая постепенно величину выводка, заметна при поверхностных наблюдениях. Всегда отмечая при раскопке нор совместно выкопанных зверьков и зная, таким образом, какой самке принадлежит данный выводок, мы получили возможность сопоставить размеры выводков при разных весах (возрастах) молодых.

Таблица 11

Детская смертность у серой полевки и степной пеструшки, определенная по величине среднего выводка

(Mortality among youngs of the field vole and the steppe lemming, calculated on the basis of the decreasing in size of litter)

Виды (Species)	Вес молодых (Weight of youngs)	Возраст молодых в днях (Age of youngs in days)	Число исследованных самок (Number of females examined)	Ими рождено детенышей по следам на матке (Number of produced youngs determined by the spots on the woom of females)	При них найдено молодых (Number of the living young, loocked after by these females)	Уменьшение выводка в % к первоначальной величине (Decrease of the litter with respect to initial number)	В пересчете на средний выводок (уменьшение его величины) (Decrease in the size of the average litter)
Серая полевка (The fied vole)	Эмбрионы	—	38	206	202	1,9	5,4
	От 1 до 3 л.	1—3	13	78	72	7,7	5,0
	» 3 » 7 »	12	10	63	56	11,1	4,8
	» 7 » 11 »	30	4	26	16	38,5	3,3
Степная пеструшка (The steppe lemming)	Эмбрионы	—	52	303	292	3,7	5,9
	От 1 до 3 л.	2—4	10	62	58	6,45	5,52
	» 3 » 5 »	17	9	57	42	26,3	4,35
	» 5 » 7 »	30	9	55	35	36,4	3,75
	» 7 » 9 »	40	3	16	11	45,4	3,22

Постепенное уменьшение величины выводка показано на рис. 6. Вычисление показателей смертности в этом случае дает следующие результаты: для серой полевки К = 0,158 и смертность в 14,6% за декаду; для степной пеструшки К = 0,152 и смертность в 14,09% за декаду.

И в этом случае смертность серой полевки несколько превышает гибель пеструшки. И для этого, и для другого вида размеры смертности, вычисленные этим путем, несколько ниже полученных по возрастной кривой. Это следует объяснить тем, что здесь учитыва-

лась лишь индивидуальная смертность молодых зверьков и пропускалась гибель всего выводка при смерти матери. Согласно с наблюдениями, размеры этой гибели довольно велики и составляют, повидимому, 12—13% от общей смертности молодых зверьков. Обращает внимание, что примерно на 15—25 днях жизни молодых наступает резкое увеличение их гибели, после чего последняя становится меньше. Как показали наблюдения, это совпадает с первым выходом молодых из нор.

Влияние погоды на гибель грызунов. Резюмируя рассмотренный материал, можно отметить, что размеры гибели как молодых, так и взрослых у этих видов за период наших набюдений были очень близкими и для серой полевки повышенными против благоприятных лет. Вследствие этого более плодовитая степная пеструшка при весенней засухе 1934 г. смогла вытеснить серую полевку и захватить местообитания, ранее занятые этим грызуном. При летне-осенней засухе 1935 г. пеструшка удержала захваченные территории, хотя ее размножение оказалось подавленным и гибель увеличенной. Подтверждением этому могут служить размеры эмбриональной смертности (рассасывания зародышей).

Последние у двух видов изменялись следующим образом. (табл. 12)

В повторной засухе, вызвавшей подавленное размножение и в первый год повысившей смертность серой полевки, и следует видеть причину произошедших в населении мышевидных грызунов изменений. Однако, сократив свою численность, популяция серой полевки, сосредоточенная в оптимальных стациях, продолжала развиваться уже в значительной мере независимо от внешних условий, и при повторной засухе 1935 г. не отмечено подавленного размножения этого грызуна. В то время у широко расселившейся степной пеструшки оно было достаточно явным.

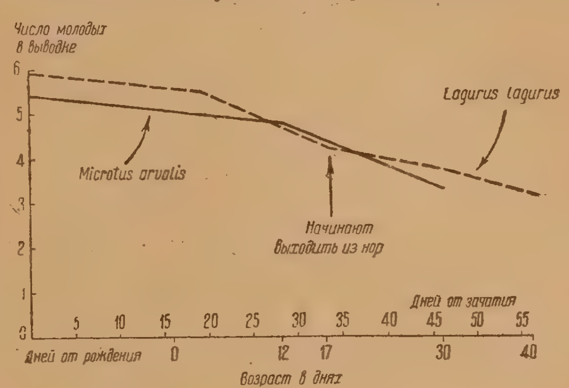


Рис. 6. Отмирания выводка (уменьшение величины среднего выводка по мере роста молодых)

У этого вида в течение 1934 г. и летом 1935 г. наблюдался быстрый подъем численности и захват всех основных типов стаций. Такая «внезапность» появления, судя по литературным свидетельствам (Мигулин, 1935, Свириденко, 1928, Россиков, 1914), представляется обычной. Быстрота прироста, повидимому, позволяет ей расселяться и захватывать пригодные места энергичнее, чем другим видам. Относительная стойкость пеструшки, приспособляющейся не только к засухе, но и к существованию во влажных местах (Огнев и Воробьев, 1924), выраженная в пониженной смертности, проливает свет на отмеченное в литературе расселение этого вида, как будто бы продвигающегося к северу. К списку уже известных новых находок (Свириденко, 1928, Серебренников, 1926, 1929, Браунер, 1928) за последнее время прибавились указания на обитание пеструшки под Сасовым (б. Рязанская губерния) и в Чувашии (Барановская, in litt.).

Размеры гибели и разные сезоны. Как показывают учеты численности, смертность наших полевок изменчива в отдель-

ные сезоны года. Своих минимальных размеров она достигает зимой, когда зверьки живут под покровом снега, защищающего их от хищников и резких температурных колебаний. Повидимому, она значительно увеличивается во время таяния снега, лишающего грызунов на некоторое время убежища и вынуждающего их переселяться из заливаемых нор на обсохшие или обсыхающие участки. Этим следует объяснить отсутствие прироста или малый прирост численности в период между учетами 1.III и 1.V.1935 г. (табл. 13). В начале лета смертность, вероятно, вновь сокращается, и идет бурный рост численности, позднее все время замедляющийся, пока после перелома не наступает сокращения числа зверьков.

Таблица 13. Численность зверьков на 100 объединенных гектарах[1]
(Number of animals per 100 united hectars)

Названия видов (Species)	Сроки учета (Torms of census)					
	12.V. 1934	30.X. 1934	28.II. 1935	12.V. 1935	25.VII. 1935	1.XI. 1935
Степная пеструшка . . . . (The steppe lemming)	16	261	62	100	780	538
Серая полевка . . . . (The field vole)	1 036	189	35	15	65	67

Прирост стада пеструшки характеризовался с 12.V по 30.X.1934 г. увеличением в 1,6 раз за каждый месяц, с 12.V по 25.VII.1935 г.— увеличением в 2,2 раза за каждый месяц.

Для серой полевки с 12.V по 25.VII.1935 г. имеем увеличение популяции в 1,8 раз за каждый месяц, а с 25.VII по 1.XI.1935 г.— в 1,01 раза.

Замедление прироста в 1935 г., прослеженное для серой полевки, зависит не только от падения интенсивности размножения уже показанного выше, но также и вследствие прогрессивного возрастания гибели. Последняя тем выше, чем больше плотность животных. Это можно показать следующими расчетами.

С 12.V по 25.VII.1935 г. у серой полевки из 100 самок весом свыше 12,5 г размножалось 95 (5% яловых), принося в среднем по 5,9 молодых. Их потомство составило бы за месяц 560.

С 25.VII по 1.XI из 100 самок весом свыше 12,5 г размножалось всего 30 (70% яловых), принося в среднем по 5 молодых. Их потомство в этом случае составило бы всего 150.

С 12.V по 25.VII стадо этих полевок каждый месяц прирастало в среднем на 81,5%, а с 25.VII по 1,XI—всего на 0,84%.

Приняв интенсивность размножения и прироста с 12.V по 25.VII за 100%, для периода с 25.VII по 1.XI будем соответственно иметь:—

— интенсивность размножения — 26,8%
— „ прироста — 1,03%

[1] Под объединенным гектаром понимается площадь в 1 га, как бы составленная из отдельных местообитаний, входящих туда в проценте, соответствующем их соотношению на исследуемой площади (см. Ю. Ралль, 1935).

Таблица 12

Название видов (Species)	14.IV—23.V.1934 Общее число иссл. зародыш. (Total number of embryos)	В т. ч. рассасывается (Number of resurbed embryos)	%	5—17.VI.1934 Общее число иссл. зарод. (Total number of embryos)	В т. ч. рассасывается (Number of resurbed of embryos)	%	23.X—6.XI.1934 Общее число иссл. зарод. (Total number of embryos)	В т. ч. рассасывается (Number of resurbed embryos)	%	1.V—1.VII.1935 Общее число иссл. зарод. (Total number of embryos)	В т. ч. рассасывается (Numberofresurbedembryos)	%	16.VII—1.VIII.1935 Общее число иссл. зарод. (Total number of embryos)	В т. ч. рассасывается (Number of resurbed embryos)	%	26.X—3.XI.1935 Общее число иссл. зарод. (Total number of embryos)	В. т. ч. рассасывается (Number of resurbed embryos)	%
Степная пеструшка (The steppe lemming)	—	—	—	—	—	—	32	—	0	133	2	1,5	139	4	2,9	31	5	16,1
Серая полевка (The field vole)	202	4	1,9	90	8	8,8	17	2	1,7	34	—	0	36	—	0	13	2	15,4

Таблица 14

Название видов (Species)	До 15 г (to 15 gr.)			От 15 до 25 г (from 15 to 25 gr.)			От 25 до 35 г (from 25 to 35 gr.)			Свыше 35 г (above 35 gr.)			Всего (Total)		
	число (Number)		на 100	число (Number)		на 100	число (Number)		на 100	число (Number)		на 100	число (Number)		на 100
	самцы	самки	приход. (Number of males per 100 females)	самцы	самки	приход (Number of males per 100 females)	самцы	самки	приход (Number of males per 100 females)	самцы	самки	приход (Number of males per 100 females)	самцы	самки	приход (Number of males per 100 females)
Серая полевка (The field vole)	70	51	137,2	58	73	79,4	27	56	48,2	19	55	34,5	174	235	74,0
Степная пеструшка (The steppe lemming)	87	82	106,1	59	60	98,3	12	24	50,0	—	—	—	158	166	95,2

Тогда как интенсивность размножения уменьшилась примерно всего в четыре раза, скорость прироста сократилась почти в сто раз. Это может быть объяснено лишь прогрессивным увеличением смертности по мере роста плотности зверьков.

Возрастание гибели можно видеть и еще на одном примере.

Соотношение полов как показатель смертности. Давно известно, что соотношение полов в популяциях полевок не остается постоянным, а меняется весьма заметно в зависимости от окружающих условий. Обычно близкое к отношению 1:1 весной, оно к осени изменяется в сторону преобладания самок, после чего за зиму вновь выравнивается.

Перевес самок достигается повышенной смертностью самцов, в общем значительно более активных (в связи с короткими половыми циклами), больше бегающих и длительное время находящихся вне нор на поверхности земли, где им грозит опасность от хищников. Наибольший разрыв в соотношении полов, как и следовало ожидать в этом случае, достигается в старших возрастных группах.

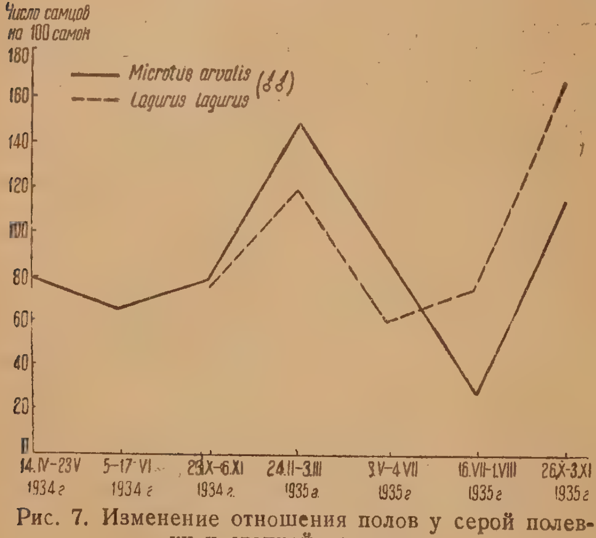


Рис. 7. Изменение отношения полов у серой полевки и степной пеструшки

В суммарном материале за все сезоны года это выглядит следующим образом.

Большое нарушение соотношения полов у серой полевки следует объяснить резким возрастанием смертности этого вида, в 1934 г. во много раз уменьшившего свою численность. У обоих видов особенно резкое нарушение отношения полов наблюдается в старших возрастных группах, и самки доживают до более высоких предельных возрастов, чем самцы. Пользуясь данными вышеприведенных кривых возрастного состава, можно установить, что общая смертность самцов заметно выше смертности самок.

Она равна у серой полевки: для самцов 54,8%, для самок 44,5% за месяц, у степной пеструшки: для самцов 51,3%, для самок 46,6% за месяц.

По сезонам отношение полов в нашем случае менялось следующим образом.

Таблица и рис. 7 показывают, что летом возрастает разрыв между самками и самцами, осенью и зимой выравнивающийся и переходящий даже в перевес самцов над самками за счет усиленной гибели последних (по мнению Рерига и Крампе[1], в результате истощения в сезон размножения). К осени 1934 г. этот процесс наметился ясно, причем он шел энергичнее у серой полевки, у самок которой отмечен значительный процент рассасывающихся эмбрионов, чего не было у степной пеструшки. Этим же следует объяснить и большой перевес самцов у полевки в весенней пробе (цифры мало

---

[1] Цитируем по Рериг и Кнохе (1916).

достоверны). Летом 1935 г. имеем повторение той же картины, с тем, однако, отличием, что полевка поменялась местом с пеструшкой. Уже к августу у последней отмечено возрастание смертности самок, приведшее даже осенью к большому перевесу самцов. Эти данные подтверждаются исключительно высоким процентом резорбирующихся эмбрионов у самок, явно истощенных длительной засухой (повидимому, ухудшенное питание). Менее стойкий против засухи вид, серая полевка, неожиданно показал меньшую гибель, хотя и здесь соотношение полов было более ненормальным, чем в то же время в 1934 г. Это отступление объясняется тем, что серая полевка в 1935 г. сохранилась только в бурьянниках балок и долины реки, где обитала, будучи относительно хорошо защищенной от неблагоприятных воздействий засухи, тогда как степная пеструшка в этом году широко заселяла разнообразные стации.

Таким образом, по мере накапливания численности и возрастания плотности увеличивается общая гибель зверьков, и к повышенной гибели самцов, имеющей место летом, прибавляется возрастающая и, наконец, даже превышающая ее гибель самок.

Причины гибели. Это увеличение смертности к осени, позднее сменяющееся зимним сокращением гибели зверьков, должно быть объяснено деятельностью хищников. Невысокая плотность обоих видов в 1934 и 1935 гг. не способствовала возникновению

Таблица 15

Названия видов (Species)	14.IV—23.VI.1934			5—17.VI.1934			23.X—6.VI.1934			24.II—3.III.1935			3.V—4.VII.1935			16.VII—1.VIII.1935			26.X—3.XI.1935		
	число (Number)		на 100	число (Number)		на 100	число (Number)		на 100	число (Number)		на 100	число (Number)		на 100	число (Number)		на 100	число (Number)		на 100
	самцы	самки	приход. (Number of males per 100 females)	самцы	самки	приход (Number of males per 100 females)	самцы	самки	приход (Number of males per 100 females)	самцы	самки	приход (Number of males per 100 females)	самцы	самки	приход (Number of males per 100 females)	самцы	самки	приход (Number of males per 100 females)	самцы	самки	приход (Number of males per 100 females)
Серая полевка (The field vole)	79	98	80,6	44	66	66,6	22	27	81,5	9	6	150,0	—	—	—	7	25	28,0	15	13	115,4
Степная пеструшка (The steppe lemming)	—	—	—	—	—	—	16	21	76,2	6	5	120,0	26	43	60,5	44	58	76,0	66	39	169,2

эпизоотических заболеваний, на что указывало полное отсутствие находок павших животных при сплошной раскопке нор на площади более чем в 100 га. Весенняя гибель во время таяния снега несомненно имела место, но не была длительной. Условия погоды в остальное время, на сколько мы могли это наблюдать, непосредственно не вызывали ни одного случая массового падежа. Поэтому есть все основания полагать, что важнейшим, почти единственным в бо́льшую часть времени фактором смертности была гибель от хищников как пернатых, так и четвероногих.

Численность тех и других, как и следовало ожидать по Формозову (1934, 1935), была не высокой, соответственно малой плотности населения мышевидных грызунов. При начале размножения и летом они не тормозили прироста полевок, население которых, как мы видели, довольно быстро возрастало, но по мере его увеличения добычливость охоты хищников увеличивалась, а, следовательно, повышалась и их истребительная деятельность. Число добываемых ка́ждым хищником грызунов будет, конечно, тем выше, чем чаще встречаются последние. Так как население хищников летом возрастает вместе с ростом грызуньего населения (вылет или выход молодых), то истребление грызунов при увеличении плотности последних будет возрастать не пропорционально ее росту, а более быстрыми темпами благодаря росту добычливости каждого хищника. Хорошо известно, что при обилии добычи хищники не только поедают ее в максимально потребном для них количестве, но и делают запасы, добывая, следовательно, всех зверьков, которые ими замечены и могут быть пойманы. Такие запасы известны для горностая, хоря (П. Свириденко, 1934), сов, канюков и многих других пернатых хищников. Следовательно, каждый хищник при обилии добычи истребляет ее все в большем количестве, превращаясь как бы в нескольких хищников.

Таким образом, даже и без концентрации хищников, хорошо известной для сов, канюков, ряда других видов (Феню, 1934, Калабухов и Оболенский, 1933, Формозов, 1934) деятельность только местных обитателей вызывает перелом прироста и падение численности грызунов еще задолго до окончания их размножения.

Срок перелома кривой прироста (достижения годичного пика численности) и размеры сокращения численности в летне-весенний период зависят от многих условий и, конечно, различны в разные годы.

Основное значение здесь принадлежит количеству хищников, плотности и характеру расселения грызунов и условиям погоды, определяющим развитие растительного покрова.

При широком расселении вида, занимающего не только оптимальные „стации переживания“, но и менее благоприятные участки, где зверьки менее обеспечены кормом и вследствие этого более подвижны и чаще попадаются хищнику, — охота последнего бывает удачнее, вылавливание грызунов полнее и падение их численности глубже.

При концентрации грызуна только в оптимальных участках, где он хорошо защищен и снабжен кормом, вылавливание сокращается и прирост затягивается до глубокой осени, почти до прекращения размножения.

Наши наблюдения подтверждают эти соображения. Несмотря на весьма несходные условия погоды в 1934 и 1935 гг., когда первый характеризовался весенней засухой и обильным увлажнением второй половины лета и осени, а второй имел богатую осадками весну,

первую половину лета и засуху с июня по ноябрь, широко расселенная летом 1934 г. серая полевка и обильная летом 1935 г. степная пеструшка в эти годы обе достигали годичного пика численности относительно рано (в августе — сентябре). Серая полевка в 1935 г., а степная пеструшка в 1934 г., встречавшиеся только в оптимальных стациях, в обоих случаях достигали годичного максимума численности к ноябрю (рис. 8 и табл. 13).

Интенсивность вылавливания хищниками грызунов зависит не только от плотности, но и от подвижности последних. Охота хищника может продолжаться до тех пор, пока встречаемость его добычи обеспечивает поимку в таком количестве, которое восполняет затрату энергии на поиски и ловлю. Как показал Г. Гаузе в экспериментах с простейшими (Гаузе, 1935), ниже известной плотности добычи хищник не может существовать и вымирает. Всякое увеличение подвижности добычи, таким образом, улучшает условия охоты хищника, повышая встречаемость грызунов. Активность последних часто увеличивается изменениями условий обитания. В 1934 г. после быстрого нарастания численности серой полевки мы наблюдали исключительно сильное ее падение, так как в этом случае не было отмечено ни заболеваний, ни гибели вследствие неблагоприятной погоды [1], то основное значение и здесь следует приписать хищникам. Однако количество последних не менялось заметно в течение лета и осени, и само по себе не могло быть причиной столь резкого сокращения количества грызунов. Следовательно, менялась интенсивность вылавливания полевок существующим примерно одинаковым в течение всего лета количеством хищников. Это могло быть результатом увеличения активности серой полевки. Оно нами наблюдалось в виде частого переселения зверьков на новые места, появления даже осенью новых колоний и наличия громадного количества старых заброшенных нор, откуда зверьки выселились, съев кругом всю растительность. Причиной роста активности была уже упоминавшаяся весенне-летняя засуха, приведшая к ухудшенному развитию растительного покрова и к меньшей обеспеченности полевок кормом. Выловившие серую полевку хищники летом 1935 г. кормились преимущественно степной пеструшкой, размножившейся к тому времени, а после сокращения и ее численности к осени 1935 г. отмечена кочовка хищников, в частности, степного хоря, в значительных количествах появившегося на усадьбах, в постройках, где он вредил курам и кроликам.

Изложенные наблюдения и соображения заставляют согласиться с мыслью Н. Калабухова (1935) о том, что регулирование численности мышевидных грызунов в основном зависит от деятельности хищников. Интенсивность вылавливания хищниками грызунов в свою очередь определяется как числом этих животных, так и обстановкой их охоты. Здесь, следовательно, чистое взаимодействие двух видов, установленное Вольтерра и Гаузе, усложнено вмешательством внешних условий, значение и результаты действий которых нам еще недостаточно известны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наблюдавшиеся нами колебания численности двух видов хорошо объясняются приведенными выше соображениями.

Вся картина изменений рисуется в следующем виде (рис. 8).

---

[1] Имеется в виду непосредственная гибель от метеорологических катастроф (ливней, града, понижения температуры и т. д.).

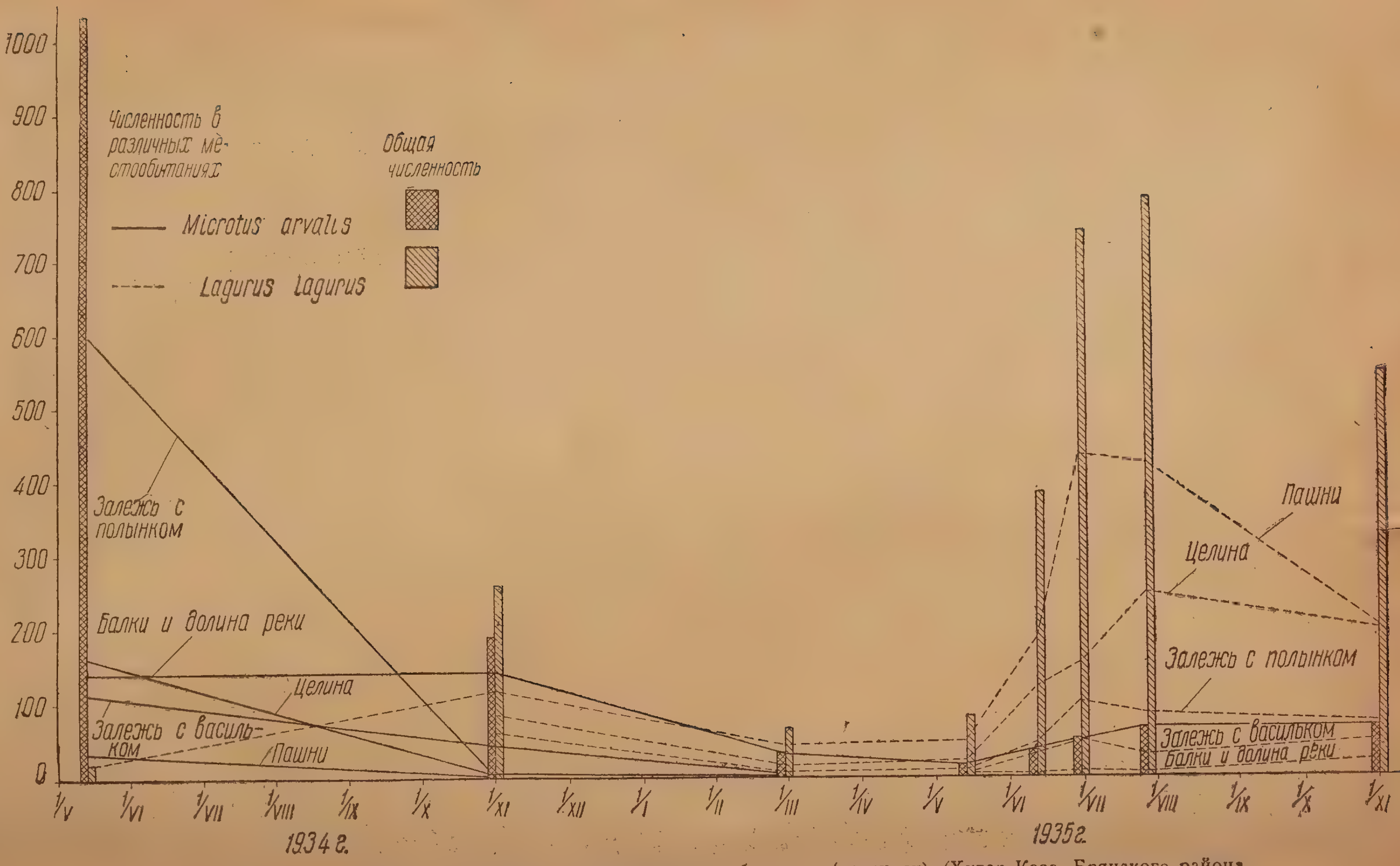


Рис. 8. Изменения численности полевок в различных местообитаниях (станциях). (Хутор Коза, Брянского района, Днепропетровской области УССР, 1934 — 1935 гг.)

Широко расселенная в 1934 г. серая полевка к осени весьма сильно уменьшилась, причем годичный пик ее численности был достигнут относительно рано. Первой причиной уменьшения этого вида была засуха во время весны и лета, подавившая развитие растительности, ухудшившая питание полевок и защитные свойства стаций. В этих условиях повысилась активность полевок, на что указывали частые переселения зверьков из старых нор в новые, и возросло вылавливание их хищниками, преимущественно пернатыми. В результате к осени 1934 г. численность полевок резко уменьшилась и число производителей весной 1935 г. было небольшим. Оно еще более сократилось вследствие бурного весеннего половодья и затяжных дождей в апреле — мае. К началу размножения этот вид сохранился только в оптимальных стациях (балки и долины реки), и с мая началось возрастание его численности, длившееся в течение всего лета и осени. Несмотря на засуху во вторую половину лета и осенью 1935 г., годичный пик численности был достигнут поздней осенью.

Степная пеструшка в 1934 г. встречалась только на полях, преимущественно на озимом клину. Обеспеченная кормом и защитой она значительно увеличила численность к осени и начала расселение. Весной 1935 г. этот вид уже встречался во всех основных типах стаций. Размножение привело к быстрому возрастанию численности, подобному росту населения серой полевки в 1934 г. Засуха второй половины лета и осени 1935 г. и для этого вида ухудшила условия существования и вызвала связанную с этим повышенную гибель от хищников и сокращение численности. Годичный пик численности, как и серой полевки в 1934 г., был достигнут относительно рано.

Резюмируя приведенные выше соображения, можно отметить следующие основные выводы.

1. Плодовитость степной пеструшки выше плодовитости серой полевки. Этим, повидимому, объясняется „внезапность“ появления пеструшки в годы „массовых размножений“ и их довольно быстрое расселение к северу.

2. Размеры общей гибели этих зверьков при наблюдениях в 1934 и 1935 гг. оказались весьма близкими.

3. Основной причиной гибели в эти годы являлись хищники, деятельность которых, стимулированная и обусловленная засухой, вызвала смену серой полевки степной пеструшкой.

4. Интенсивность вылавливания хищниками грызунов изменялась в зависимости от плотности населения и активности последних. При повышении встречаемости полевок размеры вылавливания хищниками увеличивались настолько, что даже при длившемся размножении прирост прекратился и началось падение численности.

5. Активнось зверьков возрастала при недостаточной обеспеченности их кормом (результат засухи) и способствовала интенсивному вылавливанию хищниками.

6. Увеличение вылавливания при росте плотности населения грызунов и при возрастании активности даст возможность хищникам снизить численность какого-либо вида грызунов в данном году и определить количество производителей в последующем году. Такое снижение количества корма не ведет к немедленному отмиранию хищников, так как последние питаются осенью (момент усиленного вылавливания грызунов) даже лучше, чем в наиболее ответственный сезон размножения, имея как бы некоторый „запас“ корма, и, кроме того, имеют возможность после вылавливания переключиться на пи-

тание другим кормом или мигрировать. Их отмирание вследствие этого, несколько запаздывает.

Высказанные соображения нуждаются в дальнейшем изучении и проверке. Особенно желательны полевые эксперименты над деятельностью хищников и изучение активности и передвижений грызунов с помощью кольцевания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Backer J. a. Ranson R., Factors, affecting the breeding of the field mouse „Proc. Royal society", ser. B., v. CX, № 767, a. v. CXIII, №774, 1932.—2. Браунер А. А., Список млекопитающих Аскания-Нова. Сб. „Степной заповедник Чапли-Аскания Нова", М., 1928.—3. Гаузе Г. Ф., Борьба за существование в смешанных популяциях, Зоол. журн., т. XII, в. 2, М., 1935.—4. Калабухов Н. И., Закономерности массовых размножений мышевидных грызунов, Зоол. журн., т. XIV, М., 1935.—5. Калабухов Н. И. и Оболенский С. И., Массовое размножение мышевидных грызунов, Сб. ВИЗР, № 5, 1933.—6. Лавренко Е., Геоботаническая карта Украины.—7. Мигулин А., Степная пеструшка (Lagurus lagurus Pall.) осенью 1934 г. в Харьковской губернии, Захист Рослин. ч. I и II, Харьков, 1925.—8. Наумов Н. П., Размножение и гибель серой полевки, Бюлл. НИИЗ МГУ, в. 3, М., 1936.—9. Огнев С. И. и Воробьев К. А., Фауна позвоночных Воронежской губ., М. 1934.—10. Ралль Ю. М., Изучение численности грызунов в энзоотических очагах (Волжско-Уральские пески), Вест. микроб., эпидем. и паразит., т. XIV, в. 2, Саратов, 1935.—11. Rörig G. a. Knoche E., Beiträge zur Biologie der Feldmäuse, Arbeit aus der Biolog. Abt. für Land- und Forstwirtschaftam Kaiser. Gesundheitsammte. Bd. IX. Berlin, 1916.—12. Россиков К. Н., Полевые мыши в России в 1914 г., Ежегодн. Депар. земледелия, СПБ, 1914.—13. Свириденко П. А., Степная пеструшка на Северном Кавказе и ее систематическое положение, Изв. Сев.-кав. СТАЗРА, № 4, Ростов н/Д., 1936—14. Свириденков А., Размножение и гибель мышевидных грызунов, Л., 1934.—15. Серебренников М. С., Заметки по экологии грызунов Актюбинской губ., Защита растений, № 4/5, 1926.—16. Серебренников М. С., Материал по систематике и экологии грызунов южного Зауралья, (Ежег. Зоол. музея Акад. наук, Л., 1929.—17. Фенюк Б. К., Массовое размножение мышевидных грызунов в Сталинградском крае осенью 1933 г., Вестн. эпид. микроб. и паразит., т. XIII, в. 3, Саратов, 1934.—18. Формозов А. Н., Хищные птицы и грызуны, Зоол. журн., т. XIII, 1934.—19. Формозов А. Н., Колебания численности промысловых животных, М.

ON THE COMPARATIVE INTENSITY OF REPRODUCTION AND MORTALITY OF THE FIELD-VOLE AND STEPPE-LEMMING

by N. P. Naumov

In the course of two years (from June 14, 1934 till November 6, 1935) the author was carrying out observations in the steppes of Southern Ukraine, near the town of Berdiansk (46° 45′ n. lat.) on the changes in numbers, the intensity of reproduction and mortality in two species of voles: the field-vole (*Microtus arvalis* Pall) and the steppe-lemming (*Lagurus lagurus* Pall).

During these observations it was established (see diagramm 8) that the field-vole (*M. arvalis*) widely spread in the beginning of 1934, had been greatly reduced in numbers by the autumn of the same year, having reached its annual maximum comparatively early (in August). The primary cause of that species's decrease proved to be the drought during the spring and early summer (see diagram 3) which suppressed the growth of vegetation, making worse both the feeding of voles and the protective properties of habitats. In these conditions an increase of the activity of voles took place, which was shown by frequent migrations of animals from old holes into new ones, while the number of individuals captured by predators was also augmented. At the same time the intensity of reproduction (the number of young in a litter—see tables 1 and 2, and the percent of gravid females—see table 5) got considerably reduced (see

diagrams 1 and 2). As a result of the above stated, there occured a sharp decline in the vole population by the autumn of 1934, and the number of reproductors in the spring of 1935 was not large. The latter became still smaller due to a strong spring flood and rainy weather in April-March, 1936.

By the beginning of the reproduction season this species was found to exist in optimal habitats only, in the so-called stations of survival (ravines, gullies and river valleys), a rise in its numbers beginning from May. In spite of the drought during the second half of the summer and in the autumn, the increase was going on for the whole warm period, the annual peak of numbers being attained by November.

In 1934 the steppe-lemming occured only on plough-lands and plots of virgin soil among them. In the course of the year 1934 this more drought resistent species was seen to spread widely and occupy all chief habitats by the spring of 1935. The above species greatly increased in numbers in the summer of 1935, but the drought during the second half of the warm period of the same year lowered its fertility (see table 3,4 and 6, and diagrams 1 and 2) resulting at the same time in a higher rate of mortality. The annual peak of numbers was reached, therefore, in August.

Notwithstanding all that, the species described has preserved a higher fertility than the field vole, which fact seems to explain its «sudden» appearance in the years of mass numbers.

The chief reason for the destructions of both species of voles within those two years proved to be the winged and quadriped predators, whose activities, conditioned by the drought, caused the field-vole to be replaced by the steppe-lemming. Such a change became possible, because the field-vole, having more suffered of the drought and the resulting lack of food, was compelled to develop sharply its mobility falling more often, therefore, a prey to predators. Observations have made it possible to establish that the increase of the rodent density or their mobility raises the efficiency of the predators hunting and the importance of each of them as a destroyer to such a degree, that even without their increase in numbers and with an incessant propogation of rodents, the latter begin to decline in numbers. The diminution of rodents does not lead at once to a parallel extinction of predatory animals, for these ones, feeding intensely during the previous period, are able for some time to live on without any considerable harm to themselves. Hence their dying out takes place somewaht later.

The above stated compels one to accept N. I. Kalabukhov's point of view that the activity of predators, determined both by the environmental conditions and the spreading of rodents, represents the main factor in the control of small rodent numbers. With a wide distribution of rodents and unfavourable conditions of their existence (the drought being that in our case) there commences an abrupt reduction in their numbers due to the activity of predators, when only a small number of animals survive in optimal habitats. There, even in the presence of unfavourable conditions, the rodents are less accessible to predators, which will allow them to grow in numbers for the next wide spreading (this being the case of the field-vole). According to the author's opinion, all these facts may explain a more or less regular periodicity in the fluctuations of small rodent numbers.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 2

ЗАКОНОМЕРНОСТИ СЕЗОННЫХ ПЕРЕДВИЖЕНИЙ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

С. Н. Варшавский

Из лаборатории зоологии позвоночных Азово-Черноморского института защиты растений

I. ВВЕДЕНИЕ

Передвижения (кочевки, миграции) мышевидных грызунов до последнего времени почти совершенно не изучались, и большинство сведений по этому вопросу носит случайный и отрывочный характер.

В частности, не изучены сезонные перекочевки этих грызунов, и почти ничего не известно об их миграциях на далекие расстояния, за исключением массовых передвижений арктических леммингов.

Паллас описывает массовое передвижение серых крыс (1727), Россиков (1915) говорит о подобном же явлении для общественной полевки, Свириденко (1928) и Зарудный о миграциях степной пеструшки, Зверев и Пономарев (1931) приводят факты больших кочевок водяной крысы в Сибири.

„Вопрос о передвижениях мышевидных грызунов—один из наиболее острых в настоящее время" (Калабухов и Раевский, 1933). Действительно, сейчас для углубленного изучения экологии этих грызунов и выявления закономерностей, регулирующих их численность, особенно необходимо детальное изучение передвижений.

Материалами для настоящей статьи послужили данные, собранные при наблюдениях за массовым размножением мышевидных грызунов в 1933 и 1934 гг. преимущественно в Цымлянском районе Азово-Черноморского края (в окрестностях станицы Красный Яр и ряда других населенных пунктов) и в некоторых других районах Азово-Черноморского и Северокавказского края.

Передвижения были установлены непосредственными наблюдениями, ловлей грызунов ловушками, данными раскопок нор и пр., а зимой—учетами следов по снегу в различных биотопах. Сведенные в одно целое факты дают представление о сезонных перекочевках ряда мышевидных грызунов (обыкновенная полевка, пеструшка, домовая мышь), принимающих в отдельные периоды интенсивный характер, охватывающих почти всю популяцию и имеющих поэтому большое биологическое значение.

За определение собранных растений и предоставление для использования в настоящей статье своих рукописей приношу глубокую благодарность А. Г. Воронову, Н. Б. Бируле и Б. Н. Горбачеву.

Необходимо отметить, что в сборе материала с мая по август 1933 г. принимала участие Е. М. Белякова (сотр. Зоологического института Академии наук).

Весной 1933 г. (конец марта—первая половина мая) не наблюдалось заметных передвижений полевок на большинстве изучавшихся стаций.

В это время стации мышевидных грызунов отличаются большими кормовыми ресурсами как в количественном, так и в качественном отношении.

На выгонах вегетируют луковичные эфемеры (роды Gagea, Tulipa), злаки—мятлик (Poa bulbosa), типчак (Festuca sulcata), виды родов Bromus Agropyrum, ранние сорняки—клоповник (Lepidium ruderale), Ceratocephalus orthoceras и другие виды, доставляющие грызунам обилие зеленых полноценных кормов.

Жилые норы полевок отмечены в это время на плакорных участках с мятликом и всходами полыней в небольших понижениях, по склонам и краям канав и т. д.

Для озимей в этот период были характерны незапаханные участки, поросшие густыми сорняками, и многочисленные кучки „перекати-поле" (р. Amaranthus, Salsola Kali, Atriplext tatarica и пр.), что также имеет положительное значение для грызунов (богатство корма—семена и всходы сорняков, укрытие от хищников и т. д.).

Полевки концентрировались в этих местах; среднее число выходов нор на 1 га было здесь 727, при среднем для чистых участков—297.

Лишь на пойменных лугах долины реки Дона отмечались перекочевки полевок в связи с заливанием водой их поселений.

Весенние перекочевки на заливных лугах

Расположение колоний полевок на лугах поймы Дона очень характерно.

В притеррасной части заливного луга много колоний найдено было на возвышенных местах—в ассоциациях клевера (Trifolium repens) и лепчатки (Potentilla anserina), но наиболее заселены были песчаные „гривы" с зарослями дурнишников—Xanthium strumarium и X. Spinosum и главным образом более сухие, пологие берега лиманов (музг) и стариц с ассоциациями пырея (Agropyrum repens) и полевицы белой—Agrostis alba. Жилые норы очень часто располагались у самой воды и, естественно, при таянии снега заливались ею. Полевки переселялись в незалитые соседние норы, расположенные выше. Рытья новых нор не было отмечено; почва в это время была еще пропитана водой и в некоторых местах еще не успела оттаять.

В результате наблюдалась повышенная плотность полевок на заливном лугу (в конце марта—начале апреля). Пробные раскопки и выливание из нор показали, что здесь на одну жилую нору приходится в среднем 5—6, а иногда и 10—16 полевок.[1]

Такую высокую плотность нельзя объяснить зимним размножением, так как процент молодых полевок не превышал 10 в начале апреля и снизился до 7, 5 к половине этого месяца. Среди взрослых полевок характерно наличие большого количества старых самцов—до 5—7 в одной норе.

Одновременно на соседнем выгоне, на пустырях и на посевах озимой ржи на одну нору зарегистрировано 2, реже 3 полевки (обычно самец и самка или 1 самец и 2 самки). Но в то время как на выгоне число индивидов в одной норе и в дальнейшем продолжало возрастать (уменьшаясь лишь с конца мая, вследствие расселения молодняка), на заливном лугу к началу мая наблюдалось резкое снижение населенности нор (рис. 1). Большинство нор оказывалось необитаемыми, а в жилых добывалось главным образом по 1 полевке, редко 2 и как исключение добыто 4 полевки.

Весенний разлив Дона происходил в апреле, вода начала прибывать с первой половины месяца, максимума половодье достигло

[1] Говоря о плотности населения на одну нору отмечу, что везде учитываются только зверьки, ставшие самостоятельными. Под последними следует понимать всех особей, которые кормятся сами (хотя бы они и жили вместе с родителями или особями других возрастов).

20—24 апреля, когда была затоплена вся притеррасная часть заливного луга, занятая колониями полевок.

Наличие перекочевок полевок на незатопленные места было установлено, вследствие появления большого числа новых и глубоких норок с одним выходом и свежевыброшенной землей, в местах, еще не залитых водой. Норки эти найдены как на возвышенных песчаных „гривах", так и на участках ближе к выгону, чаще под кустиком какого-либо растения (Xanthium strumarium, полынь—Artemisia procera). Часто находимы были остатки шкурок и шерсти полевок, съеденных хищниками во время переселения из затопляемой колонии в другое место.

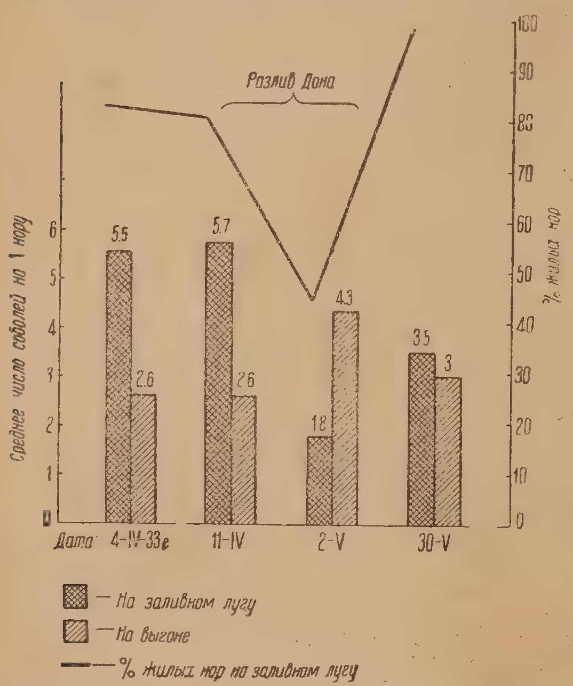


Рис. 1. Динамика плотности заселения одной жилой норы и процент жилых нор полевки обыкновенной на заливном лугу и выгоне весной (апрель — май 1936 г.)

Все раскопанные временные норки оказались нежилыми; около норок также встречались остатки шкурок полевок.

По окончании половодья полевки стали снова заселять прежние места. В результате этого, а также усиленного размножения в конце мая на заливном лугу плотность популяции восстанавливается (рис. 1), доходя в среднем до 3—3,5 особей на одну жилую нору, причем большинство нор недавнего происхождения. По произведенным наблюдениям, почти все животные поймы принуждены откочевывать подобным же образом в период половодья (водяные крысы, хомяки и пр.; см. также Э. В. Шарлеман, 1915, Тихвинский, 1932, Орлов и Фенюк, 1927).

Значительное количество переселяющихся грызунов гибнет от хищников. Имеющиеся данные (анализ погадок, экскрементов, наблюдения) говорят, что водяная крыса в основном истребляется в это время лисицей, коршунами (Milvus korschun) и пролетными сарычами (Buteo buteo).

Подобные передвижения грызунов в пойме просходят ежегодно и размер их зависит от величины разлива реки, в 1933 г. разлив Дона был небольшой, и потому полевкам удалось сравнительно быстро заселить покинутые места и восстановить численность. В годы больших разливов (1917 и 1932), когда полая вода затопляет все, даже самые высокие бугры, популяция полевок заливного луга гибнет в гораздо большей степени и обратное заселение идет значительно медленнее. Этим объясняется небольшая заселенность центральных участков заливных лугов даже в годы массового размножения (1933) и гораздо более высокая плотность в притеррасной части.

Передвижения полевок в первой половине лета
(вторая половина мая—июня)

Переселения на выгоне. Первые заметные переселения полевок установлены во второй половине мая. Данные в это время собраны для трех биотопов — выгонов, западин и пахотных полей (озимь ржи).

К середине мая (в 1933 г. в первой половине, в засушливом 1934 г. уже в конце апреля) состояние растительности выгонов и условия существования на них резко изменяются. К этому времени засыхают эфемеры Gagea Bulbifera, G. pusilla, Tulipa Schrenkii, мятлик — Poa bulbosa, являющиеся одним из основных сочных кормов, типчак, костер — Bromus squarrosus, пырей — Agropyrum prostratum и некоторые другие.

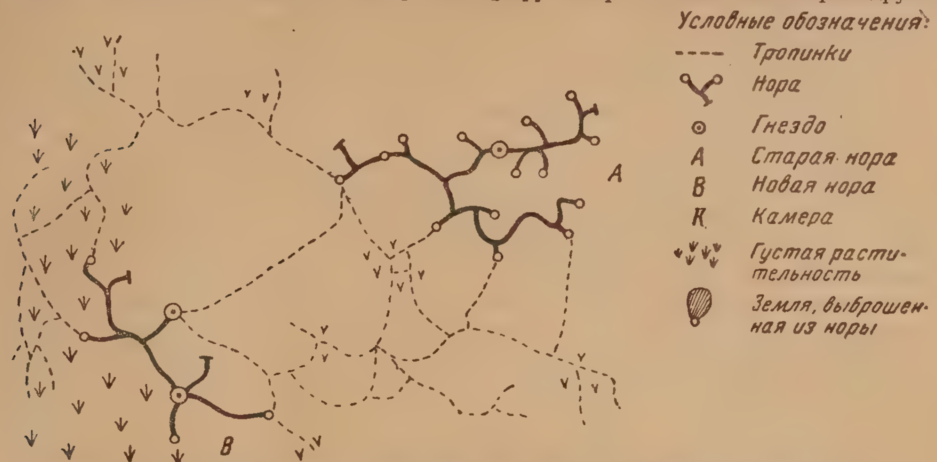


Рис. 2. Переселение полевок на выгоне в связи с усыханием растительности, конец мая 1933 г.

Выгоны становятся сухими, зеленовато-сизыми от полыней (Artemisia austriaca, A. maritima, A. scoparia). Зеленая растительность сохраняется еще в падинках (пырей), канавках, в полынях (остатки мятлика) и главным образом в блюдцеобразных западинах.

Основная масса жилых нор такого влаголюбивого вида, как полевка, приурочена в этот период именно к указанным местам. Начало перекочевок M. arvalis сюда следует отнести к моменту усыхания растительности в местах прежних поселений этого вида. Последнее хорошо заметно было на выбитом выгоне около ст. Хорошевской, покрытом в основном Ceratocephalus orthoceras (позднее доминировал Ceratocarpus arenarius). Это растение высохло в конце апреля и уже в начале мая при раскопках всех нор на площади 0,25 га полевки были добыты только в падине и в пятнах полынка.



Рис. 3. Переселение полевок на выгоне в связи с усыханием растительности, конец мая 1933 г. (условные обозначения см. рис. 2)

Передвижение полевок в участки с сочной зеленой растительностью происходит постепенно, путем сначала прокладки в эти места тропинок, затем здесь роются временные норки (с одним, редко двумя выходами) и, наконец, полевка или семейство полевок переселяются на новый участок. Это передвижение можно иллюстрировать рис. 2 и 3.

Как видно из рис. 2, старая жилая нора располагалась на открытой выгоревшей площадке. От нее к кустам лебеды — Atriplex tatarica и полыни — Artemisia austriaca, где находится новая нора, проложена сеть тропинок, извивающихся около дерновинок отмершего типчака и Poa bulbosa. Новая нора, недавно устроенная, расположена в 1 м от старой, гнездовая камера еще не имеет гнезда, земля, выброшенная из выходов, свежая. В старой норе поймано 2 полевки. Рисунок 3 показывает 3 норы M. arvalis в западине среди выгона, соединенные между собой тропинками.

Сеть тропинок направляется от новой норы в густые заросли клоповника (Lepidium ruderale), пырея (Agropyrum repens), полыни (Artemisia austriaca) и одуванчика (Taraxacum vulgare). В новой норе добыто 3 полевки.

Заселение западин, Одновременно полевками заселялись блюдцеобразные западины. Весной они наполнены талой водой, но по краям их уже в начале апреля отмечалось большое количество жилых нор. С высыханием западин полевки заселяют их полностью. Это заселение идет аналогично только что описанному на выгоне: от краев западины к центру протягивается сеть тропинок, появляются „обеденные столики", норки с одним выходом (очень часто в углублениях почвы, сделанных пасущимся скотом), затем временные несложные норки и, наконец, жилые норы.

Заселение идет настолько интенсивно, что если в конце мая норы отмечались только по краям, в густых ассоциациях мятлика лугового (Poa pratensis) и подорожника (Plantago lanceol ta) и в скоплениях „перекати-поле" (Salsola kali, Amaranthus re ro lexus и A. albus, Atriplex tatarica), то ко второй половине июня на выгоне были заселены уже все западины с площадью 0,5 га и больше.

Число выходов на 1 га при этом доходило здесь до 5 900 (при средней плотности на выгоне 890), а количество временных норок с 1—2 выходами [при раскопках всех нор на определенной площади (27.VI) составляло 36,8%].

Кроме того, около 50% жилых нор, будучи несколько меньшей величины, чем норы на выгоне, что говорит об их более позднем происхождении (средняя площадь норы: западина 1,3 м², выгон 2 м², средняя длина ходов норы: западина 2,7 м, выгон 3,6 м имели число гнезд больше одного (2—3 гнезда); на выгоне таких нор было всего около 30%.

На озимях отмечены передвижения полевок из нераспаханных сорняковых участков (уже перенаселенных) и скоплений сухих перекати-поле в глубь посевов.

Постепенно, с дальнейшим ухудшением условий жизни (высыхание растительности) передвижение полевок принимает все более крупные размеры, переходя во второй половине лета в массовые перекочевки.

Массовые перекочевки во второй половине лета (июль — сентябрь)

Эти перекочевки отмечены на всех изучавшихся стациях этого вида.

Перекочевки на выгоне в это время происходили в соседние биотопы, а также на участки полынных ассоциаций внутри выгона. В последних молодые, но самостоятельные полевки составляли в начале августа 81% всего населения. Следовательно, плотность населения увеличивалась здесь не только за счет размножения местных полевок, но и в результате переселения.

На упомянутом выше выбитом выгоне у ст. Хорошевской (где вся растительность высохла в конце мая) в начале июня полевки почти совсем перестали встречаться (раскопки 3.VI).

В этот период количество полевок, вырытых на выгоне, из нор без гнезд возрастает с 12,5 (конец июня) до 26,6% (начало августа), что также указывает на большую подвижность популяции.

П е р е д в и ж е н и я в с а д а х. Одновременно большие передвижения были отмечены в садах и на пустырях ст. Красный Яр.

В этих биотопах растительность представлена густыми зарослями высоких, поздно вегетирующих сорняков—лебеда Atriplex tatarica, A. hagtatum, Chenopodium album, осот (Cirsium arvense), род Xanthium, мышей (Eragestis poaloides) Panicum crus Galli (в садах) и пр., которые сменяют собой более ранние формы—клоповник (Lepidium ruderale), чернокорень (Gynoglossum officinale) и т. п.

В садах количество полевок быстро увеличивалось и уже ко второй половине июня многие из садов были перенаселены. Имея относительно небольшую площадь, многие сады не могли обеспечить существование тому количеству грызунов, которое их заселило.

Так, например, в конце мая в саду, где проводились наблюдения, травянистый покров был настолько густ, что нижние части первого яруса (Cirsium arvense) были сплошь перевиты вьюнком (Convolvulus arvensis), ластовнем (Cynanchum acutum) и пр., и нор полевок при первом взгляде совсем не было видно, но к середине июня многие виды усохли, большинство же видов растений было съедено полевками; от вьюнков остались голые веточки, нельзя было найти ни одного молодого всхода осота, а стебли его оказались обгрызанными и лишенными листьев на 15—30 см вверх. Всюду были выходы нор, плотность которых доходила до 5 000—5 500 на 1 га. Вечерами в 20—30 ловушек Геро ловилось до 50 полевок, т. е. делались двойные сборы, причем на 75% добывались взрослые особи (переселившиеся). Поэтому начались дальнейшие передвижения зверьков в богатые кормами стации, на ближайшие пустыри и огороды.

П е р е к о ч е в к и н а п у с т ы р я х. На пустыри с конца июня переселялись полевки с выгона, затем в начале июля начали передвигаться полевки из перенаселенных садов (переселения из обоих биотопов установлены: появление тропинок, свежих жилых нор и пр.). Кроме того, внутри самих пустырей происходили интенсивное размножение, расселение молодняка, местные передвижения популяции из выгоревших участков (ассоциации Lepidium ruderale) в заросли зеленых, богатых влагой, видов р. Atriplex и т. д.

Сплошные раскопки нор на определенных площадях, в различных местах пустырей говорят о чрезвычайно большой плотности населения полевок уже в начале июля. Они сведены к табл. 1, куда для сравнения помещены также данные по плотностям на выгоне и в западинах (конец июня).

Т а б л и ц а 1. Плотность населения полевок на пустырях, выгоне и в западинах в конце июня—начале июля 1933 г.

Биотоп	Время учета	Из расчета на 1 га		
		всего особей (с детенышами) в среднем	среднее число самостоятельных особей	Максимальное число самостоятельных
Пустыри	Начало июля	1 775	931	1 950
Выгон	Конец июня	—	54	75
Западина	» »	155	46	—

При взгляде на таблицу видим, что средняя плотность только самостоятельных полевок равна 931 особи на 1 га (доходя макси-

мально до 1 950 шт.) и больше чем в 15 раз превышает таковую на выгоне и в западинах. Отнести эту плотность только за счет размножения местной популяции нельзя (тем более что весной плотность полевок на пустырях была очень невелика).

На пустырях возрастало отношение нор с одним-двумя выходами к общему количеству раскопанных на определенной площади нор (табл. 2).

Таблица 2. Рост количества норок с 1—2 выходами у полевок на пустырях в июле 1933 г.

Время учета	Количество разрытых нор	Из них нор с 1—2 выходами в %	Примечание
Начало июля	80	23,7	Раскопки оба раза производились на равных площадях
Конец июля	106	47,1	

Норки упрощенного строения (с 1—2 выходами) у обыкновенной полевки почти всегда имеются около каждой жилой норы, но их количество особенно возрастает во время кочевок и это увеличение характерно для данного периода (см. также А. И. Формозов, 1929 г.: данные для Microtus Brandti и M. limnophilus).

Мною добывалось значительное число полевок, различных по возрасту, в норах с одним гнездом. Так, в норе № 20 (6.VII) поймано 8 полевок, из них 7 почти взрослых самцов; в норе № 33 (6.VII) — 6 полевок — 1 старый самец и 5 молодых особей различных возрастов; в норе № 35 (6.VII) — 18 полевок, из них 13 самцов различных выводков и т. д.

Увеличилось количество нежилых (покинутых) нор с гнездами; в начале июля имеем таких нор 20% (к общему числу всех нор с гнездами), а в конце июля — уже 48,8% (рост на 240%). Одновременно все чаще полевки добывались из временных норок без гнезд: если в начале июля таких случаев было 6 из 38, то в конце этого месяца уже 20 из общего числа 43 (рост на 300%).

Заселение огородов. Переселения полевок на огороды отмечены из садов и пустырей. Большое количество сочных кормов и почти полная незаселенность (в силу специфических условий — многократная обработка почвы и т. д.) грызунами, конечно, стимулировали миграцию полевок сюда.

Первые полевки были добыты на огородах (преимущественно у садов) в конце июня, а вслед за тем появились среди повреждаемых овощей и корнеплодов временные норки их.

С половины июля, в связи с перенаселением пустырей, перекочевки полевок настолько усилились, что M. arvalis стали нацело уничтожать посадки помидор, лука, огурцов, тыквы, моркови и пр. Многие небольшие огороды были опустошены на 75% и больше. В норках с 1—2 выходами можно было находить „запасы“ полевок, состоящие из молодых корней моркови, небольших картофелин и т. д.

Передвижения на пахотных полях. Созревание и уборка хлебов на полях резко изменили условия жизни здесь и, несомненно, являлись одной из главных причин больших передвижений населяющих поля мышевидных грызунов, в том числе и обыкновенных полевок.

В 1933 г. полевки начали попадаться под копнами сейчас же по снятии урожая; уже через 2—3 недели заселенными оказывалось от 60 до 94% всех копен, причем под каждой копной в среднем добывалось 3-4 самостоятельных полевки (при максимуме до 15—18 шт.), а вместе с детенышами плотность была в 2 раза больше (табл. 8). В годы пониженной численности плотность мышевидных под копнами, конечно, гораздо меньше. В этом отношении показательны данные, собранные в Ремонтненском районе в 1934 г. (табл. 3).

Таблица 3. Распределение мышевидных грызунов и землероек в копнах хлеба в конце июля 1934 г. в Ремонтненском районе Азово-Черноморского края Совхоз № 20 «Скотовод»

Дата	Место просмотра	Всего просмотрено копен	Из них заселено грызунами	Всего добыто самост. млекопитающих	Из них: M. arvalis	M. socialis	Mus musculus	Crosidura suaveolens
27.VII	Ферма № 5 . . .	41	21	25	11	5	9	—
28.VII	» № 4 . . .	15	11	24	22	—	—	2
28.VII	» № 1 . . .	17	13	24	21	2	—	1
	Итого . . .	73	45	73	54	7	9	3
	В %	—	61,6	—	74,0	9,5	12,4	4,1

Из таблицы видно, что под каждой копной добывались 1—2 полевки. Следует отметить, что детеныши встречены всего один раз и что просмотренные копны — 3—4-недельной давности.

Одновременно в Цымлянском и Зимовниковском районах, в которых численность грызунов в 1934 г. была минимальной, при просмотре 279 копен 3—6-недельной давности, не было добыто ни одной полевки. Эти данные говорят, что примерно с начала июля начинается период больших перекочевок полевки. К передвижениям полевок присоединяются кочевки домовых мышей. Грызуны интенсивно мигрируют из биотопа в биотоп, а на пахотных полях происходит закономерное скопление переселяющихся грызунов в копнах и скирдах.

Последнее отмечалось уже многими авторами (Браунер, 1923, Бажанов, 1930, Ерофеев, 1930, Мигулин, 1927, Родионов, 1924, Радищев, 1926, Огнев, 1924, Стальмакова, 1935 и пр.).

Осенние перекочевки полевок

Перекочевки на стерне. В течение всего периода август—ноябрь передвижения полевок на стерне на прекращается. Общее направление их сводится к выселению грызунов со стерни. Передвигающиеся M. arvalis скопляются под копнами, перевозятся вместе с ними в скирды, непосредственно переселяются к скирдам и заселяют их, занимая преимущественно нижние части и составляя от 7 до 32% всего населения.

Соответственно численность полевок и процент жилых нор на стерне в это время снижаются.

По данным Н. Ф. Крепкова (ВИЗР), на стерне у Красного Яра 30.IX—1.X было 20,9% открываемых выходов. Забивка выходов через 3 недели (24—25.X) дала 15,6%.

Динамика численности представлена в табл. 4.

Таблица 4. Плотность населения полевок на стерне озимой ржи летом и осенью 1933 г.

Дата	Из расчета на 1 га			Примечание
	Всего особей в среднем	Среднее количество самостоятельных особей	Из них взрослых в %[1]	
27. VII—1. VIII	719	506	19,7	
30. IX—2. X	252	—	—	Данные
27. X—6. XI	288	256	75,0	Н. Ф. Крепкова

Из таблицы видно, что численность M. arvalis снизилась с начала августа до начала ноября в 2,5 раза. Небольшое увеличение численности в начале ноября по сравнению с началом октября объясняется в основном тем, что в первом случае учеты производились относительно недалеко от границы стерни с выгоном, т. е. увеличение дали полевки, переселяющиеся со стерни. Возрастание процента взрослых особей произошло из-за снижения волны размножения, вследствие ухудшившихся условий жизни (см. ниже состояние растительности на стерне), а также, несомненно, за счет мигрирующих полевок.

В связи с переселением полевок к началу ноября увеличивается процент покинутых нор с гнездами:

В конце июля — начале августа таких нор . . . 45,7% к общему числу нор с гнездами
» » октября » ноября » » . . . 53,5% » » » » » »

(в действительности этот процент еще выше, так как в ноябре не учтены норы полевок, занятые мигрирующими мышами).

Подтверждение переселения полевок со стерни было получено также следующим образом. Было взято 9 площадок по 100 м² каждая, — по краю стерни, параллельно скирдам (в 50 м от них), около выгона и в центре участка, в 300 м от края. Забивка выходов и проверка их 11—12.XI дали следующее:

3 площадки у скирдов — открытых выходов 44%
3 » » выгона — » » 37,3%
4 » в центре — » » 29,8%

Повышенный процент открываемых выходов по краям площади создан переселяющимися полевками.

К этому времени (октябрь—ноябрь) на стерне ржи высохла почти вся растительность за исключением Setaria viridis и редких всходов падалицы ржи.

Передвижения на выгоне. К половине сентября на выгоне достигли максимума развития полыни и, вследствие осенних дождей, во второй половине этого месяца и в начале следующего появились хорошие озимые всходы мятлика (Poa bulbosa). Выгон снова стал привлекательным для грызунов и потому понятны переселения сюда

[1] Здесь и в следующей таблице процент взрослых вычисляется от общего числа самостоятельных особей, а не от всего количества грызунов. Соотношение — взрослые к самостоятельным — дает более ясное представление о составе популяции за некоторый прошедший период, чем соотношение — взрослые к общему количеству особей.

полевок. В связи с этим увеличивается плотность населения выгонов (табл. 5)

Таблица 5. Плотность населения полевок на выгоне осенью 1933 г. (Цымлянский район)

Место учета	Дата	Из расчета на 1 га			Примечание
		всего особей в среднем	самостоятельных особей в среднем	из них взрослых в %	
Около стерни ржи	23.X	270	200	75,0	Слабо выбитый участок с густыми зарослями полыни
Около пустырей	17—23.X	268	136	70,5	Скотобойный (мятликовый) участок у станицы

Таблица показывает, что плотность населения особенно увеличилась в участках около стерни. Что это произошло за счет перекочевок M. arvalis со стерни, доказывается, в частности, бо̀льшим числом взрослых особей.

На мятликовых участках численность полевок увеличилась также очень сильно — на 230% по сравнению с началом августа (90 особей на 1 га) и здесь отнести это увеличение плотности исключительно за счет размножения местной популяции нельзя: 70,5% самостоятельных особей составляют взрослые. Повышение численности в этих местах явилось преимущественно результатом переселения полевок из соседних пустырей. На последних численность полевок падает. В конце октября процент открытых после прикопки нор здесь равен 20,3 (в начале июля соответственно 42%), а на ближайших участках выгона 55,5. На пустырях к этому времени высохла почти вся растительность и они представляли собой участки, покрытые только редкими отмершими сорняками, не дающими грызунам ни кормов, ни защиты от хищников, ни корма.

На выгоне полевки устраивают зимние норы; в отдельных частях его происходят местные передвижения (не замирающие до наступления морозов и выпадения снега), о наличии которых говорят факты очень частой добычи полевок (молодых и взрослых) в норах без гнезд (до 27% всех добываемых особей).

Заселение построек человека. Осенью с наступлением похолодания (с начала ноября) полевки стали попадаться в постройках человека. Заселение этих последних происходило как за счет M, arvalis, мигрировавших с огородов, где к этому времени были убраны все овощи и корнеплоды, так и в результате непосредственных перекочевок из садов и пустырей.

Полевки заселяли в жилье нижние этажи и подвалы, в амбарах и зернохранилищах попадались вместе с мышами, но в сентябре — ноябре нигде не преобладали, далеко уступая в численности Mus musculus (подробнее см. зимние миграции).

Несмотря на большой размах миграций M. arvalis осенью (переселение полевок в скирды, в постройки человека и пр.) все же основная масса особей этого вида осталась зимовать в открытых стациях. Это достаточно ярко отражает рис. 4, в котором

приведены данные сплошных раскопок нор, перекладывания частей скирд соломы и половы и учетов ловушками в подвалах, в конце октябре — начале ноября 1933 г.

Рис. 4 показывает, что, в то время как в подвалах численность, M. arvalis была

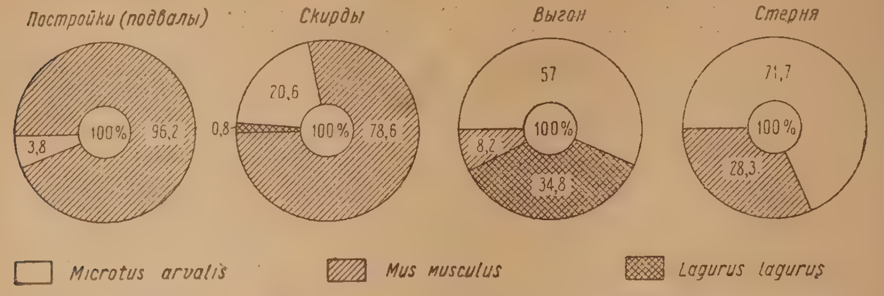


Рис. 4. Процентное соотношение численности M. arvalis и других видов в постройках (подвалах), скирдах, на стерне и выгоне в конце октября— начале ноября 1933 г.

всего около 4%, доходя в скирдах до 20%, на выгоне и стерне полевки составляли абсолютное большинство, от 57 до 71% населения грызунов (см. также Б. К. Фенюк, 1934)

III. ПЕРЕДВИЖЕНИЯ СТЕПНОЙ ПЕСТРУШКИ LAGURUS LAGURUS PALL

Пеструшка в пределах рассматриваемых биотопов отмечена была только на выгонах и в виде исключения на пахотных полях.

Весной (с марта до первой половины мая) перекочевок у пеструшки на выгонах не отмечено. Lagurus lagurus живут оседло, занимая по сравнению с полевками более сухие и возвышенные участки.



Рис. 5. Переселение пеструшек на выгоне в связи с усыханием растительности (конец мая 1933 г.)

Однако уже к концу мая имеем другую картину. Высыхание растительности начинает приводить к истощению довольно скромные кормовые ресурсы около жилых нор Lagurus lagurus. В результате пеструшки, как и живущие в одних условиях с ними суслики (закономерность миграций последних установлена Н. Б. Бирулей, 1935), принуждены искать более благоприятных мест.

Первые перекочевки Lagurus lagurus отмечены в конце мая — начале июня, примерно на 1,5 — 2 недели позже начала передвижений полевки, что объясняется биологическими особенностями пеструшки. В некоторых случаях пеструшки делали новые норы недалеко от старых.

Это ясно видно на рис. 5.

Наблюдалось также заселение пеструшкой участков с еще сохранившейся зеленой растительностью. Жилые норы стали попадаться (что не отмечено для весны) в кустиках зубровки (Hierachloa odorata), в падинках с гречихой вьюнковой (Polygonum convolvulus) и кучками сухих «перекати-поле» и в куртинах густых полыней (Artemisia austriaca и A. maritima).

Влияние состояния растительного покрова на плотность и поведение популяции пеструшек подтверждается рядом данных.

На плакорных частях выгона около ст. Хорошевской, растительность которого высохла к концу мая и на котором почти не было западин, по данным раскопок нор, имеем следующую плотность:

4.V на 1 га было всех особей — 60, из них взрослых 13,3%
3.VI » 1 » » » » — 28 » » » 28,5%

Таким образом, несмотря на интенсивное размножение в апреле и мае, о чем говорит низкий процент взрослых особей и беременность всех половозрелых самок, пойманных в начале мая, численность пеструшек к началу июня снизилась больше чем в 2 раза. Это в основном можно объяснить перекочевками и повышенной гибелью от хищников, так как эпизоотии не было обнаружено, борьба не проводилась. Аналогичные данные при раскопках на мятликовых (скотобойных) и полынных участках выгона около ст. Красный Яр (табл. 6).

Таблица 6. Плотность населения пеструшек на различных участках выгона в июне — октябре 1933 г.

Дата	Участок	Всего особей в среднем на 1 га	Из общего числа самостоятельных взрослых в %	Примечание
Вторая половина июня	Мятликовый	25	75,0	Все пойманные половозрелые самки беременны
	Полынный	52	50,0	
Начало августа	Мятликовый	24	40,0	Только 25% самок беременны
	Полынный	308	27,6	То же
Вторая половина октября	Мятликовый	196	39,2	Около 30% беременны
	Полынный	232	28,2	То же

Имеется значительное различие в плотности населения пеструшек на мятликовом и полынном участках, причем различие плотностей особенно резко выступает в период усыхания растительности (вторая половина июля — августа).

Максимума различие плотностей достигает во второй половине лета (начало августа), когда популяция мятликового участка в 2,5 раз меньше таковой полынного. Как раз к этому времени наиболее резко отличаются по состоянию растительности и сами участки. Мятликовый во многих местах почти лишен растительности, на полынном большое количество полыней (один из основных кормов Lagurus lagurus) вместе с многочисленным еще в половине июля качимом (Gypsophila muralis) и некоторыми другими создают значительную кормовую базу, стимулируя этим самым иммиграцию сюда пеструшек.

В октябре, когда условия жизни на мятликовых участках чрезвычайно улучшились (осенняя вегетация мятлика), имеем быструю нивелировку плотностей: на полынном участке численность снижается на 25%, на мятликовом увеличивается в 8 раз, несмотря на интенсивный в это время пролет дневных хищных птиц (лучи, сарычи, пустельга) и сильное увеличение числа сов (Asio flammeus и Atio otus) в результате их кочевок.

Следовательно, можно утверждать, что в июле — августе происходило передвижение пеструшек внутри выгона из открытых мест в более кормные — полынные. Осенью имеем обратное передвижение на богатые, сочным кормом, мятликовые ассоциации.

В августе пеструшки добываются также из временных норок на пахотных полях где они раньше не отмечались (например, Красный Яр).

При этом иногда наблюдаются забегания Lagurus lagurus под копны, (правда, очень редкие — не больше 1,3% всех добытых грызунов; ст. Малая Лучка) и единичные находки их в скирдах (хут. Потапов) в конце августа.

Наличие перекочевок внутри выгона осенью (вторая половина сентября — ноябрь) подтверждается также большим процентом пеструшек, добытых в норах без гнезд; во второй половине — конце октября таких пеструшек имеется 20%, в половине ноября — около 15%.

Суммируя данные по передвижениям Lagurus lagurus, отмечаем, что перекочевки пеструшек были по сравнению с перекочевками полевок очень незначительны. Одно из возможных объяснений этого явления заключается в том, что 1933 г. был умеренно влажным — больше 480 мм осадков, при среднегодовой норме для подзоны злаковых степей, в пределах которой лежит Цымлянский район, 300—400 мм (Новопокровский, 1925, Буш, 1933). Фактор, несомненно благоприятный в смысле уменьшения причин перекочевок (большое количество и лучшее качество кормов и пр.) для такого «ксерофитного» вида, как пеструшка.

IV. ПЕРЕДВИЖЕНИЯ ДОМОВОЙ МЫШИ MUS MUSCULUS L.

Весенние передвижения

Весной (март—половина мая) значительных передвижений Mus musculus не установлено. Во второй половине марта много домовых мышей добывалось в жилых помещениях, амбарах и скирдах. Наличие мышей здесь объясняется их переселениями осенью 1932 г. Однако значительная часть популяции Mus musculus зимовала в природной обстановке—на озимях, выгонах, пустырях, в садах и пр. Так, в погадках сов (Asio flammeus), собранных в окрестности Красного Яра (около Дона), численность Mus musculus была 21,2%, В садах в конце зимы (первая половина марта) домовые мыши составляли 20—25% сборов ловушками. Аналогичные данные имеются в период таяния снега (20—26.III) для выгонов, озимей и пустырей.

Во второй половине апреля на пустырях отмечено некоторое увеличение численности домовых мышей. При этом в основном (на 85%) добывались взрослые и старые особи. Пойманные молодые по размерам очень мало отличались от взрослых, что говорит о незначительности размножения в предыдущие месяцы. Одновременно, в апреле, в помещениях Mus musculus стали встречаться очень редко. Повидимому, в указанное время (начало—первая половина апреля) происходило обратное расселение домовых мышей из построек человека в соседние биотопы, в частности на пустыри и в сады. Эти биотопы вместе с озимями нужно считать основными резерваторами населения Mus musculus весной и в первой половине лета (апрель—май) в 1933 г. Краткая характеристика их была дана выше. На озимях мыши ловились в сорняках и на незапаханных участках, на пустырях их норки замечены в основном в кустарниках (шиповник, терн и пр.), в фундаментах разрушенных домов, в садах — под корнями деревьев, в зарослях вишен, терна и т. д.

Из скирд домовые мыши весной также расселялись по окружающим полям, но очень много их осталось (особенно в необмолоченных скирдах) и начало размножаться. Здесь мыши и их гнезда с детенышами добывались в июне—июле.

Суммируя эти данные, можно сказать, что (исключая расселение мышей из домов и скирд) весенний период (март—май) будет и для Mus musculus наиболее оседлым.

Передвижения в первой половине лета

Заметные передвижения относятся ко второй половине мая и к июню. В постройках в это время мыши ловились единично. На выгорающих выгонах в половине июня домовые мыши встречались также редко, составляя не больше 2,5% всего населения мышевидных. Добывать их приходилось только в зарослях сорняков и в скоплениях «перекати-поле».

В то же время в притеррасной части заливного луга, около песчаных «грив», по вечерам можно было наблюдать перебежки Mus musculus в самых разнообразных направлениях (в конце марта мыши здесь были единичны).

На значительную подвижность популяции Mus musculus в этот период указывают наблюдения, сделанные мною в Прималкинском районе Кабардино-Балкарской АО в конце мая — половине июня 1932 г. Здесь по вечерам и ночью, около полевых бригад колхоза, в 10 км от станицы Солдатской можно было видеть передвижения мышей в различных направлениях. Mus musculus бегали во все стороны, гонялись друг за другом, кормились зерном проса и пр., грызли одежду, мешки, сбрую и даже кусали спящих людей. При неожиданном освещении мыши разбегались, но затем снова появлялись и уже не обращали на свет внимания. В передвижениях принимали участие также хомяки (Cricetulus migratorius) и лесные мыши. Количество бегавших Mus musculus было настолько значительно, что за один час (сидя на месте с фонарем) удавалось добывать до 130 штук их (30.V), а в ловчие ведра за ночь попадало 200—270 мышей и, кроме того, до 10 хомячков и единичные Sylvimus sylvaticus (29.V, 31.V, 17 и 18.VI).

Повидимому, основная масса домовых мышей стягивалась вечером и ночью к колхозным бригадам с соседних полей, которые были только что засеяны, а потому еще лишены растительной пищи. Около бригад везде было рассыпано зерно, т. е. имелись большие запасы корма. Характерно, что около домика, расположенного в 1—2 км от бригад, где зерна не было, не наблюдалось и мышей. Днем около бригад найти Mus musculus было трудно: повидимому, большинство из них под утро откочевывало обратно к полям и в соседние сорняки. Возможность передвижений издалека здесь исключается: на местное происхождение передвигающихся мышей указывает возрастной состав мышей.

Таблица 7. Возрастной состав домовых мышей, добытых в мае — июне 1932 г. в Прималкинском районе Кабардино-Балкарии

Дата	Всего мышей (абсолютно)	В %	
		взрослых	молодых
30.V.1932	128	23,4	76,6
18.VI.1932	354	29,3	70,7
Итого . . .	482	26,3	73,7

Свыше 73% мышей составляли молодые, причем от общего числа молодых неполовозрелых было 30% (104 из 348).

Перекочевки во второй половине лета

Массовые передвижения домовых мышей замечены в первой половине июля. Они наблюдались на всех биотопах, на которых велись наблюдения.

Огороды были весной и в начале лета почти лишены грызунов. Первые домовые мыши отмечены на многих огородах в начале июля, т. е. немного позже полевок. Расстановка ловушек на гра-

ницах огородов показала, что мыши переселяются из соседних пустырей и садов.

Характерно, что в июне на огородах во время выливания и раскопок нор не было добыто ни одной домовой мыши, а ночью в этих же местах в ловушки попадали почти исключительно Mus musculus (90—95%). Подобное же явление имеем и на пустырях. Во время раскопок нор в различных плакорных участках пустырей в июле (6—24.VII) было выловлено 431 (с детенышами) грызунов, все—Microtus arvalis. При расстановке ловушек на раскопанных площадках, т. е. в этих же местах, ночью добывались главным образом Mus musculus (7—10 шт., из всего сбора 10—12 шт.).

В домах мыши опять начали появляться также в начале июля, но еще в таком незначительном числе, что за 2 дня в 40 ловушек попадало не более 8—10 мышей. Мыши ловились преимущественно в подвалах и нижних этажах.

О концентрации передвигающихся мышевидных под копнами и в скирдах при уборке урожая уже говорилось. Однако большие массы домовых мышей собираются здесь позже. Еще в конце июля—начале августа под копнами мыши встречались реже полевок; это отражает табл. 8, куда сведены данные просмотра копен ржи и ячменя в различных пунктах Цымлянского района (см. также табл. 3).

Таблица 8. Соотношение численности домовых мышей и обыкновенных полевок в копнах в конце июля — начале августа 1933 г.

Дата	Пункт просмотра	Число копен: просмотрено всего	Число копен: заселено грызунами	Добыто всего самостоятельных грызунов	Из них: домовых мышей	Из них: обыкнов. полевок
29.VII	Ст. Красный Яр	18	17	67	7	60
29.VII	Малая Лучка	10	6	10	—	10
3.VIII	Черкасский	6	3	3	1	2
7.VIII	Баклановская	10	7	18	5	13
10.VIII	Н. Цымлянская	20	15	54	13	41
	Итого. . .	64	48	152	26	126
	В % . .	—	75	—	26,6	79,4

Однако, вследствие более рассеянного характера заселения копен домовыми мышами, создается впечатление об их большем количестве, чем это есть на самом деле. Данные по тем же пунктам, сведенные по числу случаев встречаемости в табл. 9, имеют другой вид.

Концентрация кочующих домовых мышей под копнами происходит ежегодно и настолько постоянна, что копны хлеба и особенно подсолнуха являются своего рода показателем наличия и численности Mus musculus в окружающем пространстве.

Даже в 1934 г. (год минимума численности мышевидных грызунов в Цымлянском районе) домовые мыши ловились под копнами подсолнуха, но, конечно, в гораздо меньшем числе. Так, в Красном Яру

6.X было просмотрено 105 копен, поймано 10 мышей; в хут. Западном 10.X просмотрено 50 копен, поймано 7 мышей.

Таблица 9. Распределение домовых мышей и полевок обыкновенных в копнах по числу случаев встречаемости (конец июля — начало августа 1933 г.)

Пункт просмотра	Число копен, под которыми встречены	
	мышь домовая	полевка обыкновенная
Красный Яр	6	15
Малая Лучка и Баклановская	3	13
Н. Цымлянская и Черкасский	10	14
Итого	19	42
В %	45,2	54,8

Осенние перекочевки домовых мышей

Осень характеризуется для Mus musculus еще большим размахом кочевок. В период половина октября—ноябрь интенсивность передвижений домовых мышей достигает максимума и затем, с наступлением морозов, резко падает. Колебания и общее понижение температуры, особенно со второй половины октября, определяют размах и интенсивность кочевок. На всех посещавшихся мной биотопах мыши попадались в таких местах, где их заведомо не было весной и летом. Так, в первой половине октября можно было добывать домовых мышей по 1—2 под кучками неубранного сена на плакорных, пырейных лугах центральной части поймы, в 2 км от ближайшего пойменного леса и в 3—3,5 км от выгонов и других биотопов высокой степи (в июле—августе мыши отмечались только в притеррасной части лугов, в песчаных «гривах»). Одновременно по берегам стариц и протоков в пойменном лесу ловушками добывались также на 95—96% домовые мыши. Ловились они в таких местах, которые еще в начале августа были покрыты водой или отрезаны от суши проливами (островки, затопленные весной полой водой и не имевшие обитателей). О плотности заселения этих участков можно судить уже потому, что всюду среди ассоциаций подбела (Petasites tomentosus), мышеев (Eragrostis poaloides и E. pilosa) и хвоща полевого (Equisetum arvense) были выходы нор, насыпаны холмики земли и за вечер делались ловушками двойные сборы. При этом уже через 30 минут после попадания в ловушку мышь бывала объедена на $^3/_4$. Днем же здесь и над соседними мелкобугристыми песками с зарослями краснотала (Salix purpurea), все время охотились группы 2—5 пролетных луней (Circus pygargus и главным образом Circus cyaneus).

Выходя по ночам из мелкобугристых песков, мыши появлялись на отмелях Дона (днем они здесь не отмечались) и доходили до самой воды (расстояние 200—700 м), часто забираясь во время рыбной ловли в стоящие здесь рыбачьи корзины с рыбой. По данным

местного рыбака и охотника Н. П. Кузнецова, в одну корзинку за 4—5 часов забиралось до 15—30 мышей.

На выгоне мыши в этот период также появляются в значительном количестве. В октябре—ноябре они составляли 6—7% всего населения. В это время при раскопках домовые мыши попадались главным образом в норах других грызунов—полевок или пеструшек. Мыши часто даже не делали собственного гнезда, а жили вместе с коренными обитателями норы, занимая брошенные ими старые гнезда. Подтверждение этого факта переселения на выгон дают сборы из соседнего сада. В начале ноября пойманные в саду грызуны распределялись по видам так: Sylvimus sylvaticus до 20%, Microtus arvalis до 5% и Mus musculus до 75%. В июне же здесь ловились одни полевки; зимой (половина декабря) 90% сборов стали составлять лесные мыши.

Повидимому, не исключена возможность передвижений Mus musculus в осенний период на расстояние до 4—5 км. В результате мыши появляются в большом количестве в местах, где их не было сравнительно незадолго перед этим.

Осенью отмечены также передвижения мышей днем. Так, 10.X на заливном лугу около Красного Яра наблюдалось 3 экземпляра Mus musculus, перебегавших от одной кучки сена к другой, несмотря на холодную погоду и шедший дождь. В Цымлянской 14.X в 2 часа дня была замечена домовая мышь, бежавшая от станицы к пристани. Мышь прошла уже 160 м, когда увидала меня и спряталась под камнем, а затем побежала обратно.

Концентрация мышей в скирдах. Концентрация домовых мышей под копнами и в скирдах достигает особой интенсивности также в сентябре—октябре. Об увеличении числа мышей под копнами говорят следующие цифры: в 1934 г. в Ремонтненском районе в конце июля для добычи 10 мышей нужно было просмотреть 81 копну (совхоз № 20), а в первой половине сентября—только 31 копну (совхоз № 16, Федосеевка, Кормовое, Кресты).

В скирдах в годы массового размножения количество Mus musculus увеличивается против обычного в сотни раз Зимой 1932 г. в Сальском и Ставропольском округе число мышей доходило до 4 000 на скирду половы, т. е. на 1 м³ приходилось до 70 мышей (Калабухов и Оболенский, 1933, Калабухов и Раевский, 1935). По данным Бочарникова и Крыловой (1935) и по моим наблюдениям, в Прикумском районе (с. Н. Романовка) в скирдах могара было также до 40—70 мышей на 1 м³. В Цымлянском районе зимой 1933 г. в прикладках к скирдам за 45 минут можно было поймать до 40 мышей и до 5—8 полевок. Санитары противочумной станции за 1—2 часа добывали таким образом по 100 и больше мышей. Приходилось ловить под копной соломы в 14 м³ до 400 Mus musculus, что на 1 м³ составляет 28—30 мышей (х. Сухо-Соленый—24.X). Для сравнения можно указать на зиму 1934/35 г. (1934 г.—год минимума численности мышей). По данным зоолога наблюдателя пункта в Цымлянском районе Т. Ф. Фисенко, в первой половине января 1935 г. добывалось при перекладывании скирда необмолоченного проса (лучшие кормовые условия) на 20 м³—1 домовая мышь (х. Потапова); и скирда пшеничной соломы (плохие кормовые условия) на 64 м³—1 домовая мышь (х. Лозновский).

Иначе говоря, имеем в 600—1 900 раз меньшую численность домовых мышей.

Несмотря на размах кочевок, все же значительная часть домовых мышей осталась зимовать на стерне ржи и отчасти на выгоне, о чем говорит нахождение здесь зимних нор Mus musculus.

Заселение построек человека. Заселение домовыми мышами жилищ человека, амбаров и пр. в этот период достигло своего максимума. Увеличение переселения мышей в дома началось с первой половины сентября и в октябре достигло такой интенсивности, что в ловчие ведра за ночь попадало 250—270. На верандах домов бегало столько мышей, что, например, 20.X в течение 2 часов 15 минут 6 ловушками «геро» на расстоянии 6 м было поймано 59

особей. Мыши нисколько не боялись света фонаря и людей, бегали по ногам и часто попадали в ловушку сразу по 2, а иногда и по 3 (2 случая).

В половине ноября начала снижаться температура, наступили заморозки и холода. Одновременно началось резкое сокращение передвижений домовых мышей. О его степени можно судить по табл. 10, где сведены данные учетов на веранде дома, аналогичные вышеописанному. Как видим, связь между температурой и интенсивностью перекочевок отчетливо выступает.

Таблица 10. Снижение численности домовых мышей около построек в связи с похолоданием и наступлением морозов (вторая половина октября 1933 г.— вторая половина января 1934 г.)

Дата	Число добытых мышей	Температурные условия	
		средняя температура воздуха в периоды между учетами	состояние погоды в день учета
20.X.1933	59	+10,5°	Пасмурно, тепло
14.XI.1933	34	+ 6,8°	» »
22.XI.1933	15	+ 1,4°	Пасмурно, морозно
19.XII.1933	0	— 7,6°	Выпал снег, морозно
3.I.1934	0	—13,2°	Морозно, ясно
18.I.1934	0	— 3,9°	Оттепель

Перекочевки как массовое явление замерли в начале декабря с началом сильных морозов. Как следствие морозов непосредственно после их наступления в скирдах стали находить большое количество мертвых (замерзших) домовых мышей (см. очень интересные данные о температуре в скирдах у Бочарникова и Крыловой, 1935).

Наступление сильных морозов оказало также свое действие на *Mus musculus* в домах и прочих постройках человека. Еще в половине ноября домовые мыши ловились во всех уголках чердака и подвального помещения одного из домов, но в начале декабря в подвале их уже не было, а на чердаке мыши в конце ноября добывались исключительно в щелях кирпичей у теплой трубы, причем численность их резко упала (табл. 11).

Таблица 11. Снижение численности домовых мышей в жилище человека с наступлением холодов

Дата	Место ловли	Общее число ловушек	Продолжительность ловли	Поймано домовых мышей	Примечание
15.XI.1933	Чердак	30	2 часа	19	
22.XI.1933	»	30	2 »	8	
18.XII.1933	»	30	2 »	—	
2.I.1934	»	30	2 »	—	
16.XI.1933	Подвал	30	2 »	20	Подвал холодный и почти без пищи
19.XII.1933	»	30	2 »	—	То же

Насколько сильно совокупность температурных условий и фактора пищи определяли плотность заселения и дальнейшую судьбу

популяций домовой мыши в постройках человека, показывают также следующие данные. Были проведены учеты в доме с теплым подвалом, наполненным корнеплодами, и чердаком, где было насыпано зерно ржи, и в домах с холодным и полупустым подвалом и пустым чердаком. Результаты сведены в табл. 12 (см. также табл. 11).

Таблица 12. Распределение домовых мышей в жилье человека в соответствии с условиями существования

Дата	Место ловли	Общее число ловушек	Продолжительность ловли	Поймано мышей
26—28.XII.1933	Подвал теплый с корнеплодами	25	2 ночи	14
21—22.XII.1933	Подвал холодный, полупустой	30	2 »	3
26—28.XII.1933	Жилая комната	25	2 »	8
26—28.XII.1933	Чердак с зерном	25	2 »	8
18.XII.1933	» пустой	30	1 ночь	—

V. ПЕРЕДВИЖЕНИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ ЗИМОЙ

Зимние передвижения мышевидных грызунов должны быть рассмотрены особо, так как методика, применявшаяся для сбора материала, резко отличается от методики летнего периода. Соответственно и сами передвижения освещены под несколько иным углом зрения (изучение дальности проходимого расстояния и значения хищников и метеорологических факторов в смертности и интенсивности передвижений и т. д.). Нужно указать, что нельзя провести резкой границы между обычными выходами мышевидных грызунов на снег (для кормежки и пр.), которые отмечались многими авторами (например, Огнев, 1913, Ралль, 1931) и передвижениями по поверхности снега, принимающими вид перекочевок, часто на довольно большие расстояния; первые часто переходят под влиянием тех или иных причин (например, бегство от хищника и т. д.) во вторые. Меня интересовали преимущественно передвижения второго рода и потому изучались только следы больше 10—11 м длиной и не сопровождавшиеся возвращением грызуна назад. Собранные данные относятся в основном к полевке обыкновенной (отмечен 71 след) и в очень небольшой степени к лесной мыши и домовой мыши. О передвижениях пеструшки данных нет.

1. Зимние перекочевки обыкновенной полевки

Данные по передвижениям Microtus arvalis собраны за период с конца декабря 1933 г. по начало февраля 1934 г. и относятся к различным биотопам, в разрезе которых и будут рассмотрены.

На выгоне просмотрено полностью 13 следов 22.XII и еще несколько в различные дни в конце декабря. Во всех случаях полевки выходили на поверхность снега из кустов полыней (Artemisia austriaca), которые можно было заметить по бугорку нанесенного снега и по торчащим вершинам стеблей. Выйдя на снег, полевки часто направлялись к кустикам дурнишника — Xanthium spinosum, грызли его семена и бегали в разных направлениях по выгону. При этом им редко удавалось пройти более 50—60 м (по крайней мере днем), так как дальше следовало нападение какого-нибудь хищника и гибель

полевки. Реже зверек спасался, прячась под снег. Только в одном случае Microtus arvalis пробежала больше 300 м (начало хода не найдено) и все же была съедена. Полевки, вышедшие на поверхность снега днем или утром (что, повидимому, обычно, так как около 10 просмотренных следов относятся к этому времени суток; см. также сады), в основном делались добычей ворон (Corvus cornix). Последние весь зимний период (декабрь—февраль) чаще всего встречались на выгонах и на заливном лугу, находя достаточно пищи в соседних станицах. Ловля полевок воронами облегчалась тем обстоятельством, что в конце декабря и в первой половине января, вследствие сильных оттепелей, а затем морозов снег покрылся очень прочной ледяной коркой, которая во многих местах выдерживала тяжесть человека. Таким образом, выбегавшая полевка не могла при нападении спря-

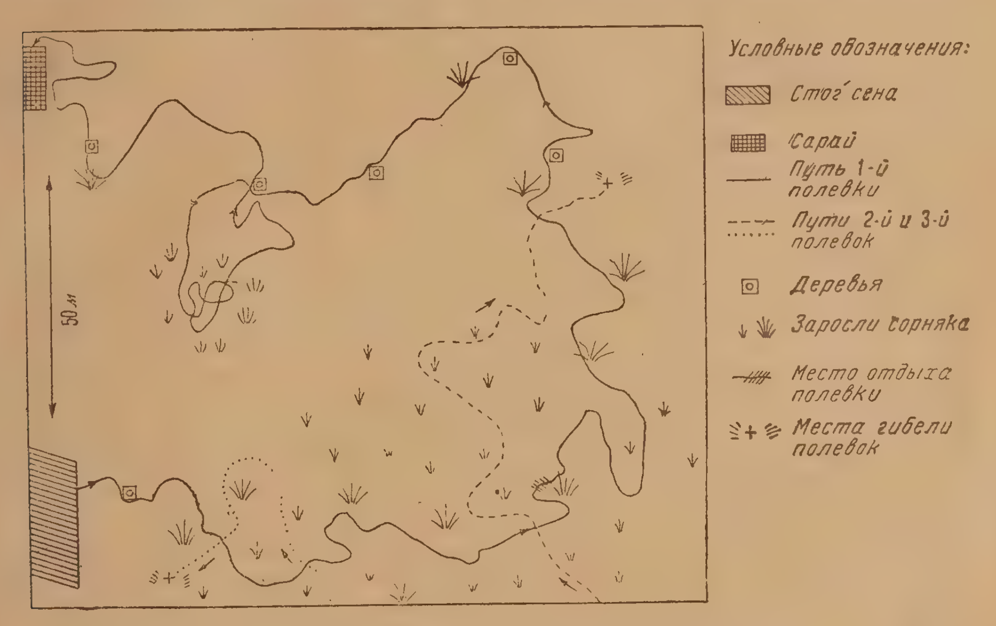


Рис. 6. Передвижения полевок по снегу в саду 22.XII.1933

таться в снег. Пытаясь спастись, Microtus arvalis делали в некоторых случаях туннели в тонком слое нового снега, но все же ловились воронами. На месте гибели полевки оставалась шерсть, кровь, часто внутренности.

В садах передвижения Microtus arvalis были установлены на 12 следах (22.XII.1933—10.I.1934 г.). Вообще же здесь в этот период полевки были очень оживлены: вдоль плетней и под ними, реже в сорняках намечались тропинки, по которым бегали не только полевки, но и лесные мыши. Кроме того, в сады забегали полевки из соседних выгона и пустырей. Отмеченные следы начинались из норок около плетней, сараев, стогов сена и пр.

В двух случаях полевки прошли больше 200 м (216 и 228 м), а в остальных — в среднем около 40 м. И здесь передвигавшиеся полевки, несмотря на лучшие защитные условия, часто ловились сороками и воронами. Характер этих передвижений хорошо виден из рис. 6.

В пойме Дона зарегистрировано значительно больше передвижений полевок (24.XII.1933 г.—4.II.1934 г.). В среднем выходившая

полевка пробегала 110 м (от 16 до 436 м), прежде чем уйти под снег в другом месте или быть съеденной хищником (табл. 13).

Таблица 13. Расстояния, пройденные передвигающимися полевками в пойме Дона

№	Дата	Расстояния в метрах	Результат передвижения полевки	Примечание
1	24.XII.1933	80	Съедена совой	
2	24.XII.1933	21	Ушла под снег	
3	24.XII.1933	16	» » »	
4	24.XII.1933	436	Съедена лаской	Здесь же нырок ласки
5	24.XII.1933	150	Ушла под снег	
6	4.I.1934	113	Съедена сорокой	
7	12.I.1934	20	Ушла под снег	Начало хода не найдено
8	12.I.1934	14		
9	29.I.1934	226	» » »	
			» » »	
10	30.I.1934	26	» » »	
11	4.II.1934	1 531	Съедена лаской	
12	4.II.1934	4 126	» хорем	

Полевки проходили по поверхности снега и гораздо большие расстояния. Таких случаев отмечено два (оба 4.II.1934 г.). В первом случае полевка выбежала из-под снега в зарослях полыни (Artemisia

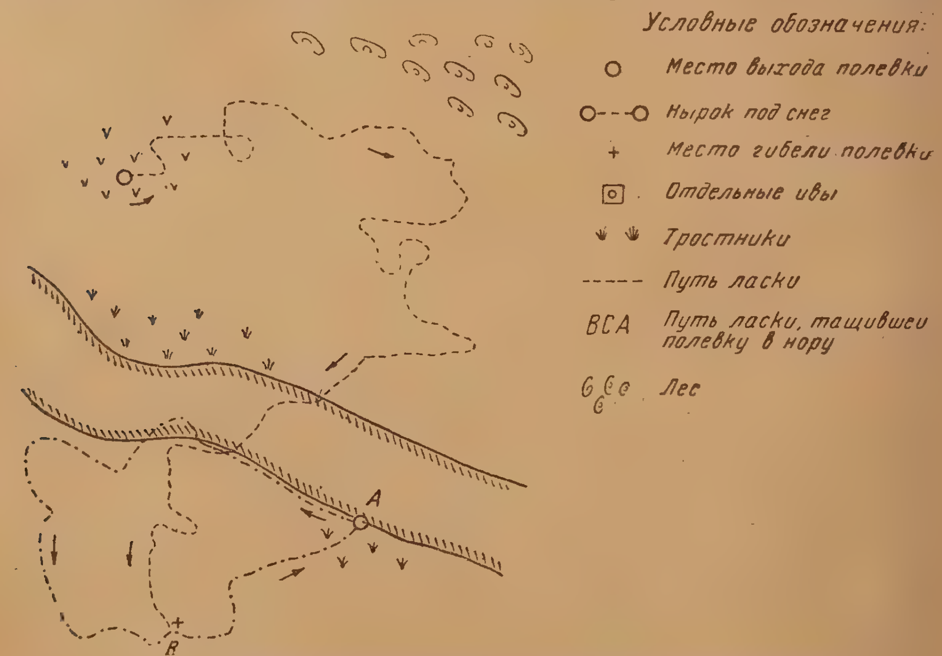


Рис. 7. Передвижение полевки по снегу 4.II.1934 в пойме Дона.

procera) на опушке леса. Сначала след ее извивался среди кустиков полыни (Artemisia inodora), подорожника песчаного (Plantago arenaria) и пр., в общем направляясь к берегам соседнего ерика. Затем полевка перешла ерик, причем долго взбиралась на крутой правый берег, делая петли, и побежала по стерне кукурузы, по пути грызя

семена Salsola kali и Amaranthus sp. Здесь, пройдя всего уже 1 531 м, она была схвачена лаской. Последняя тащила полевку обратно к ерику 170 м, где и ушла с добычей в нору в обрыви (рис. 7).

Вторая полевка пробежала почти в три раза большее расстояние, а именно 4 126 м. Она вышла из норки на берегу ерика и долго бегала недалеко от места выхода, прежде чем след ее потянулся, почти без изгибов, по направлению к Дону. Полевка пробежала три ерика, пробралась через многочисленные заросли лозняков и тополей и только в мелкобугристых песках была поймана хорем.

Обе полевки во время передвижения отдыхали от 20 до 35 раз, причем в некоторых местах довольно долго, на что указывали углубления с немного обтаявшими дном и краями на снегу.

Характерно, что в пойме гибель полевок при перекочевках была значительно меньше, чем на выгоне. Из 18 перекочевавших полевок, следы которых были отмечены, съеденными оказались 7.

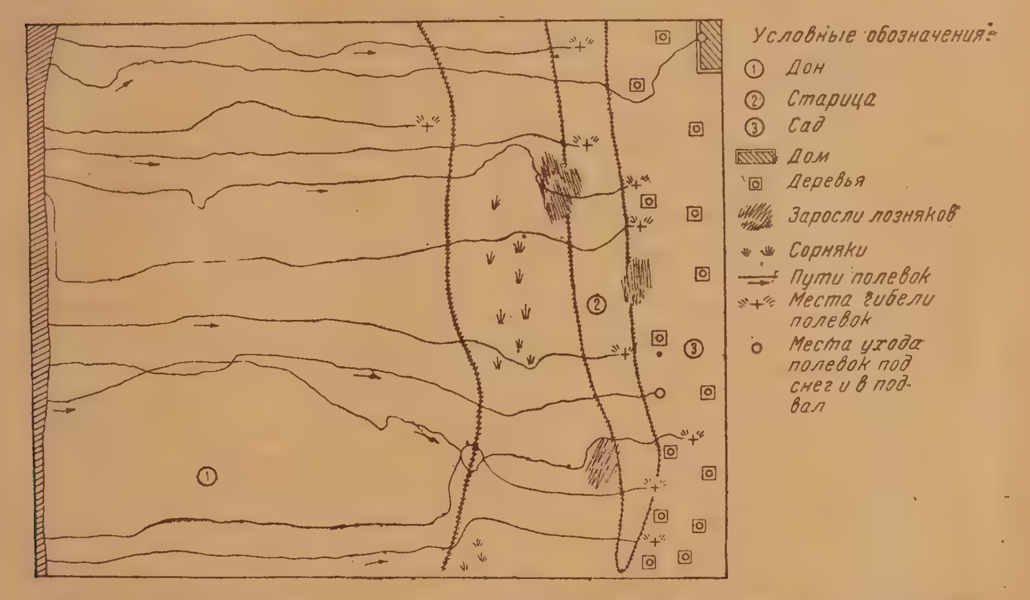


Рис. 8. Схема передвижения по снегу 11 полевок (из поймы в станицу 27.XII.1933)

Кроме индивидуальных передвижений два раза у M. arvalis пришлось наблюдать перекочевки одновременно многих особей в одном направлении.

Первое подробное передвижение наблюдалось 27.XII.1933. Накануне днем была метель, и на левом берегу Дона ветер нанес большие сугробы снега; ночью наступила оттепель, а к утру подморозило. Утром на Дону было омечено много свежих следов полевок. Все они начинались в лозняках правого берега (дальше проследить их не удалось) и тянулись, каждый отдельно, через реку к левому берегу, составляя в совокупности картину одновременной перекочевки значительного числа зверьков. У левого берега следы образовывали целые узоры, пересекая друг друга в разных направлениях. Вероятно, полевки довольно долго бегали вдоль крутой береговой линии, прежде чем пытались подниматься по склону вверх. На более пологих склонах они также бегали взад и вперед, отдыхали и кормились семенами череды — Bidens tripartitus.

На крутые склоны и сугробы нанесенного снега M. arvalis взбирались зигзагами, часто обрывались вниз; некоторые пролезали сквозь сугробы, делая в них туннели. Выбравшись на левый берег, полевки, перейдя через небольшую старицу (ерик), направлялись к расположенному на противоположной стороне ерика саду. Здесь, на границе сада и старицы, большинство полевок ловилось болотными совами (Asio flammeus). О количестве погибавших полевок говорят следующие данные.

Всего удалось просмотреть 21 след полевок, начиная от правой стороны Дона. Только одна из них погибла при переходе через совершенно открытое пространство реки, ширина которой равна была в этом месте 308 м, будучи съедена совой в 30 м от левого берега. Из остальных 20 на границе сада и старицы пойманы совами 13 (60,5%).

На месте гибели полевки обычно были следы крови, отпечатки лап и маховых крыла совы. Прочие полевки спаслись, зарываясь в снег на склоне сада и спрятавшись в плетни. Только одной удалось добраться до жилья человека и уйти в подвал. Следующая схема (рис. 8) отражает передвижение 11 полевок из общего числа 21,

Хотя начало передвижений полевок и не установлено, можно предположить, что каждая из них прошла не менее 480—500 м, так как только от правой стороны Дона до конца перекочевки расстояния колеблются от 360 до 700 м, в среднем — 453 м.

4.I.1934 г. было отмечено вторичное передвижение полевок, но уже гораздо меньшее по количеству следов и имевшее направление в общем противоположное направлению 27.XII.1933 г.

Просмотрено 7 следов, из них один шел с правого берега Дона, начинаясь в густых зарослях терна в пойме (в 340 м от берега). Полевка перешла Дон, выбралась на левую сторону, пересекла сад и ушла в подвал, сделав всего 960 м.

Остальные 6 следов тянулись большей частью из станицы через сады, к Дону. Два следа начинались из подвалов домов, начало остальных четырех не прослежено. Через Дон перешло из 6 полевок 4 (2 зарылись в снег на левом берегу), причем на правом берегу одна исчезла в корнях ивы, одну поймал хорек. Две остальные также ушли под корни ив, но здесь же имеем следы хорька, раскопанный им снег и нырок под корни, так что гибель этих полевок почти несомненна. Следует отметить, что при переходе Дона ни одна M. arvalis не погибла. Расстояние, пройденное полевками, в 2 случаях равнялось 663 и 626 м; в других случаях (где начало следа установлено) полевки проходили 1231 и 1750 м.

В свете этих данных (передвижения на значительные расстояния и т. д.) становится понятным непрерывное заселение полевками зимой подвалов, что установлено ловлей ловушками (табл. 15). Прямыми наблюдениями установлено также существование тропинок на снегу, ведущих к некоторым подвалам, где полевки находят пищу (корнеплоды).

Гибель при перекочевках. Как было указано выше, гибель полевок при передвижениях по поверхности снега очень высока. Она сильно колеблется в зависимости от характера биотопа, где происходили передвижения и прочих условий. Так, на выгоне из 13 полевок, вышедших 22.XII, съедено 8 и только 5 благополучно скрылись под снег. Из 8 съеденных приходится на долю вороны серой — 5, хоря — 2, лисицы — 1. В саду из 5 полевок пойманы сорокой — 3, вороной — 2. В пойме сова болотная съела — 2, ласка — 2, хорь — 1, сорока — 1 и ворона — 1.

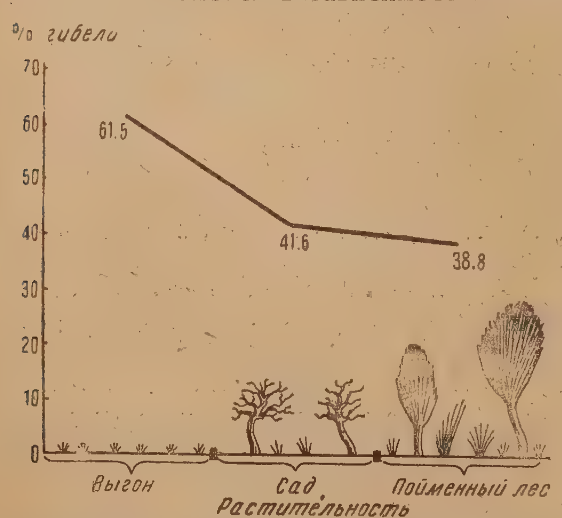


Рис. 9. Процент гибели передвигающихся по снегу полевок в зависимости от защитных условий (растительность). Зима (декабрь–февраль) 1933/34 г.

Эти данные (роль отдельных видов в поедании полевок) в общем согласуются со стационарным распределением видов хищников в это время. О значении того или иного вида здесь можно говорить лишь по отношению к перекочевкам по снегу, а не вообще. Отметим особо важное значение сов как главных истребителей полевок во время ночных передвижений многих особей на большие расстояния. Изобразив приведенные данные на рис. 9, получаем очень наглядную схему.

На открытых пространствах (исключая Дон, куда хищники попадают случайно) гибло больше 61% даже при перебежках в 50—60 м. В садах, где вообще больше защитных мест, смертность была до 41%, хотя здесь в значительном количестве держались сороки и вороны. Наконец, в пойме процент гибели — 38—39; здесь защитные условия лучше, чем в садах.

Касаясь вопроса о влиянии расстояния, проходимого полевкой, на увеличение процента гибели, можно отметить следующее: из 4 полевок, прошедших во время перекочевки нескольких особей (4.I.1934 г.) большие расстояния, только одна достоверно спаслась от гибели. Рассматривая табл. 13, видим, что из 6 полевок, прошедших больше 100 м, погибло 4. В то же время из остальных 6 полевок (сделавших меньше 100 м) была съедена всего одна (прошла больше остальных — 80 м). Разбив все просмотренные следы передвижений M. arvalis, согласно пройденным расстояниям, на 4 группы: первая — от 2 до 10 м, вторая — от 11 до 100 м, третья — от 101 до 500 м и четвертая — 501 м и больше и, подсчитав приблизительный процент гибели в этих группах, получим следующую кривую (рис. 10).

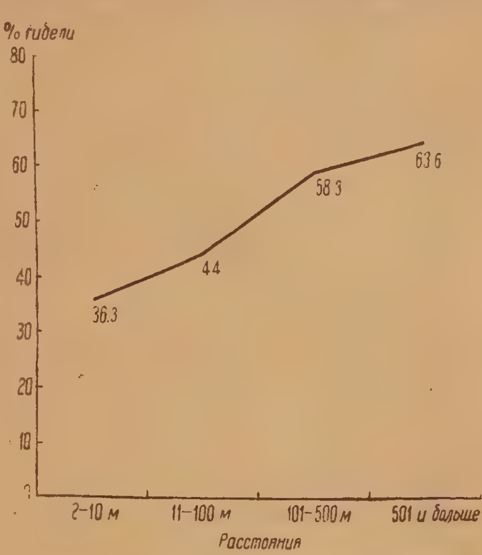


Рис. 10. Процент гибели передвигающихся по снегу полевок в зависимости от расстояния

Влияние метеорологических факторов на перекочевки

На интенсивность перекочевок и на величину проходимого расстояния, несомненно, оказывают сильное действие метеорологические факторы (температура, осадки, направление и сила ветра).

На это указывает прежде всего то обстоятельство, что все передвижения на большие расстояния отмечены при температуре, близкой к 0 (0—2—8°), во время оттепелей и при отсутствии сильного ветра (23.XII.1933, 24.XII.1933, 27.XII.1933, 4.I.1934, 4.II.1934).

Учет следов, проводившийся по одному маршруту около садов в конце декабря — первой половине января, дал следующие результаты (табл. 14).

Так как все учтенные передвижения происходили ночью, то в таблице метеорологические данные (взяты от Цымлянской метстанции) суммированы следующим образом: средняя температура воздуха ночи перед днем учета, т. е. ночи передвижения полевок, выведена из температуры вечером предыдущего дня и температуры утром последующего дня; то же сделано и в отношении направления и силы ветра; осадки отмечены в тот же день, когда выпадали. Характерно, что все передвижения здесь установлены в ночи с температурой не ниже — 10°, без осадков и при ветре 0—3 балла (27.XII — ветер 9 баллов, но теплый, WNW направления и к утру упал до 5 баллов; в то же время температура всего —2° — была оттепель). Показателен также сам факт частых остановок и отдыхов полевок на снегу при больших передвижениях (см. выше).

О причинах зимних передвижений

Причины, влекущие за собой зимние передвижения M. arvalis, остались невыясненными. Можно, однако, утверждать, что они не были вызваны недостатком кормов. Доказательством служат ценные

Таблица 14. Влияние метеорологических факторов на передвижение полевок по снегу (конец декабря 1933 г. — первая половина января 1934 г.)

Метеорологические условия	Дата												
	26.XII. 1933	27.XII. 1933	29.XII. 1933	30.XII. 1933	31.XII. 1933	2.I. 1934	3.I. 1934	4.I. 1934	5.I. 1934	6.I. 1934	8.I. 1934	9.I. 1934	10.I. 1934
Средняя температура ночи перед днем учета	—7,1	—2	—7,5	—20,2	—28,3	—22,8	—13,0	—8,7	—14,2	—15,7	—23,2	—20,1	—9,7
Максимальная скорость ветра в балках и его направление	WNW 5	WNW 9	NO 3	NO 5	NO 5	ON 6	ON—OS 3	O 3	ON 1	ONO 7	NON 6	NWN 3	— 0
Осадки	Метель	—	Снег	—	—	Снег	—	—	—	Снег	—	Снег	—
Число следов на отрезок маршрута 0,5 км		20	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	4

данные геоботаника А. Г. Воронова (1935), работавшего в январе—феврале 1934 г. в Дубовском и Цымлянском районах, и некоторые материалы, собранные нами.

А. Г. Вороновым установлен „факт массового как по числу видов, так и по числу особей перезимовывания степных растений в вегетативном состоянии“, являющихся надежной кормовой базой для Microtus arvalis и исключающих возможность голодовки для этого грызуна, кормящегося большим количеством видов растений и поедающего всевозможные части их — листья, семена, стебли и пр. (Воронов, 1935).

Для доказательства избытка пищи (в качественном и количественном отношении) достаточно отметить такие виды, преобладающие в той или иной стации и охотно поедаемые M. arvalis, как: мятлик, полыни — Artemisia procera (в значительной степени основной вид корма в пойме не только для полевки, но и для зайца, водяной крысы, лесной мыши), Art. austriaca, Art. scoparia, Art. inodora, полевица белая (Argostis alba), курай (Salsola kali), род Xanthium, род Amaranthus и многие другие (С. Н. Варшавский, 1936).

С другой стороны, имеются данные, указывающие на некоторую роль деятельности хищников (Mustelidae) как на фактор, вызывающий передвижения мышевидных грызунов. Наибольшее количество следов ласки или хоря всегда отмечалось в местах скопления („очагах“) полевок под снегом. Здесь в большом количестве имелись „нырки“ под снег, установлены факты выслеживания передвигающейся полевки лаской и хорем по следу. В одном случае ласка шла по следу M. arvalis 86 м, 3 раза (когда полевка пролезала через корни ивы) теряла его и вновь находила и сделала нырок в месте ухода полевки под снег.

В то же время от мест скопления полевок с большим числом нырков и следов хищников наблюдались в значительном количестве следы передвижений полевок в разных направлениях и часто на далекие расстояния (например, наблюдения 24.XII.1933, 4.I.1934).

Интересно, что подобное явление замечено для водяной крысы. На снегу лимана, в котором обитали водяные крысы, имелось очень много следов хоря и нырков его под снег. Здесь же отмечались и следы передвижений Arvicola amphibius в разных направлениях. Один из этих следов тянулся через луг и выгон в станицу и оканчивался в подвале дома (13.II.1934). Длина его была 1 092 м. Данный случай не был единичным, так как одновременно в другом подвале была также поймана водяная крыса (12.II.1934).

2. Передвижения лесной мыши (Sylvimus sylvaticus) и домовой мыши (Mus musculus)

На основании имеющегося материала по кочевкам лесной мыши можно утверждать, что осенью (октябрь—ноябрь) и зимой лесные мыши часто передвигаются и при этом иногда довольно далеко. Доказательствами передвижений служили:

1. Ловля зимой в саду (где летом ловились лишь полевки) на 90% лесных мышей.

2. Постоянное добывание Sylvimus sylvaticus в подвалах, где она и полевка составляли основное население грызунов (табл. 15).

Таблица 15. Добывание лесной мыши и других грызунов в подвалах домов ловушками зимой 1933/34 г. в течение 2 ночей

Дата	Место ловли	Общее число ловушек	Поймано грызунов по видам			
			лесная мышь	полевка обыкновенная	домовая мышь	водяная крыса
19—23.XII.1933	Подвал 1-го дома	30	1	2	—	—
21—22.XII.1933	„ 2-го „	30	—	6	3	—
3—4.I.1934	„ 1-го „	30	—	1	—	—
10—12.II.1934	„ 1-го „	30	2	1	—	1
10—12.II.1934	„ 3-го „	100	2	—	1	—

3. Нахождение подснежной колонии лесных мышей на границе мелкобугристых песков и отмелей Дона. Здесь (4.II) от выхода к выходу по снегу была проложена сеть тропинок и отмечалось много следов кормежек Sylvimus sylvaticus. В ноябре 1933 г. лесные мыши в этих местах не отмечены. После таяния снега весной 1934 г. здесь их также не найдено.

4. Данные пройденных Sylvimus sylvaticus (по измерениям 10 следов) расстояний, которые колеблются от 12 до 407 м (среднее 155 м), причем передвижения больше 100 м составляют 6 из 10 (140, 153, 164, 185, 370 и 407 м).

Массовые миграции домовой мыши, как указано выше, прекратились с наступлением холодов. О чувствительности домовой мыши к понижению температуры тоже упоминалось (см. также Ралль, 1931). Но единичные перекочевки Musmusculus мне приходилось наблюдать до начала февраля (отмечено 5 следов), причем все они приурочены были к мягкой погоде (температура немного выше 0°). Согласно Калабухову и Раевскому (1933), при температуре —2°, —3° и отсутствии ветра мыши проходили по снегу без всякого вреда для себя расстояние до 200 м в течение 12—15 минут. По моим данным при температуре —1° домовая мышь (Прикумский район, конец января 1933 г.) прошла 1 542 м, прежде чем уйти снова под снег.

Измерение пяти упомянутых следов дало 12, 13, 30, 117 и 790 м. В последнем случае (5.II.1934, при средней температуре —7,6° и

юго-западном ветре в 4 балла) *Mus musculus* вышла из кучки прошлогодней соломы и долго бегала по полю, кормясь семенами курая и лебеды (Atriplex tatarica) и поедая непереваренные зерна ржи и пшеницы в погадках—Corvidae, пока не ушла в соседнюю скирду (по прямой расстояние между скирдой и кучкой 400 м).

VI. ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Годичный цикл жизни популяции мышевидных грызунов протекает на значительно больших пространствах, чем это обычно принято считать. Сезонная смена стаций необходима для жизни популяции и осуществляется вследствие периодических и закономерных передвижений, которые в зависимости от целого ряда условий могут быть очень значительными.

Эти передвижения мышевидных грызунов из биотопа в биотоп обычны и являются реакцией на воздействие ряда внешних факторов и результатом изменений в биологических особенностях популяции в разные сезоны. Из первых основными в летний период могуть быть: изменение качества и количества кормов, связанные с усыханием растений или с деятельностью человека (уборка урожая), температурные условия (понижение температуры), заливание нор водой и другие причины. Внешние причины, вызывающие зимние передвижения грызунов, не выяснены. Необходимо лишь указать, что недостаток корма не имел большого значения для передвижений полевок зимой 1933/34 г. Иногда, повидимому, причиной передвижений может явиться бегство зверьков от хищников.

Из факторов, связанных с состоянием популяции, можно отметить перенаселение стаций и вытекающее отсюда обострение внутри- и межвидовой конкуренции, расселение молодняка, поиски самцами самок в период размножения и т. д.

2. Из приведенных данных ясно видна периодичность в жизни мышевидных грызунов. По характеру передвижений можно наметить 5 периодов:

1) весенний (примерно вторая половина—конец марта первая половина мая), наиболее оседлый, когда условия существования грызунов наиболее благоприятны. Весной отмечены перекочевки только полевок и водяных крыс в пойме (в связи с половодьем) и домовых мышей (расселение из строений человека);

2) раннелетний (вторая половина мая—июнь), когда начинаются первые заметные перекочевки. В это время грызуны передвигаются в большинстве случаев в пределах заселенных биотопов. Постепенно эти передвижения переходят в массовые перекочевки из биотопа в биотоп, характерные для второй половины лета и осени;

3) позднелетний (конец июня—начало июля—первая половина сентября) и

4) осенний (вторая половина сентября—ноябрь)—в эти два периода происходят наиболее значительные кочевки; имеем передвижения не только внутри биотопов, но и обмен населением отдельных биотопов.

Популяция мышевидных грызунов в эти два периода с резким изменением условий существования бывает наиболее подвижной. Поэтому массовые передвижения отмечены во второй половине лета, когда имеем максимальное усыхание растительности и уборку урожая человеком, и осенью в связи с понижением температуры воздуха. В эти периоды чаще всего происходит обмен населением

отдельных биотопов (например, заселение домов мышами и т. д.). В связи со всем этим вторая половина лета и особенно осень должны считаться наиболее важными в сельскохозяйственном и эпидемиологическом отношении. В июле—августе кочующие полевки концентрируются под копнами, мыши, кроме того, начинают заселять дома. В связи с массовыми передвижениями усиливается контакт между особями одного вида и между видами. В эндемичных районах мышевидные грызуны в это время особенно легко становятся переносчиками чумной инфекции. Осенью эта опасность увеличивается во много раз, благодаря массовым передвижениям мышей к постройкам, заселению их и тесному как непосредственному, так и через эктопаразитов (блох) контакту с человеком;

5) зимний (конец ноября—начало декабря—вторая половина—конец марта)—резкое снижение массовых передвижений: преобладают кочевки отдельных особей.

3. Для каждого вида в отдельности, в зависимости от его экологии, характеристика периодов будет несколько иная. Популяции обоих видов полевок (обыкновенная и пеструшка) наиболее подвижны в третьем периоде; повидимому, в четвертом периоде перекочевки уже менее значительны, хотя осенью также происходят передвижения из биотопа в биотоп. В соответствии с большей „ксерофитностью“ пеструшки заметные передвижения у нее начинаются позже, чем у полевки обыкновенной, и могут (в условиях умеренно влажного года) быть незначительными. Зимой обыкновенные полевки также очень подвижны, хотя передвижения в это время года слабее, чем в третьем и четвертом периодах. Характерны для зимы перекочевки отдельных особей часто на большие расстояния. Поведение пеструшек в пятом периоде не выяснено. Повидимому, зимой они передвигаются очень мало. Для домовых мышей периодом максимума передвижений будет четвертый, хотя и в третьем периоде установлен большой размах кочевок. Зимой передвижения домовых мышей очень резко сокращаются.

Каждый вид имеет также свой особый характер передвижений и свои периоды суточного максимума их. Для домовой мыши, например, отмечены своеобразные скопления вечерами и ночью у полевых бригад (лето) и у построек (осень).

4. Остается невыясненным вопрос о расстояниях, которые проходят мышевидные грызуны во время передвижений в весенне-летне-осенний период, но на основании некоторых данных можно предполагать, что эти расстояния иногда бывают значительны. Так, для домовой мыши в условиях осени возможны передвижения на 4—5 км.

Индивидуальные передвижения в зимних условиях по поверхности снега на относительно большие расстояния (полевка обыкновенная—до 500—1500 м, лесная мышь—до 400—500 м, домовая мышь—до 500—800 м за ночь) могут считаться обычным явлением для указанных видов. Передвижения происходят не только ночью, но отмечены (для полевки) в различных биотопах в значительном количестве и днем.

Расстояния, проходимые грызунами по снегу, изменяются в зависимости от ряда причин (защитные условия, наличие хищников, метеорологические факторы и пр.). Особенно сильно влияют на интенсивность и дальность перекочевок метеорологические факторы. Передвижения на относительно большие расстояния (больше 300—400 м) возможны только при температуре, близкой к 0° (и не ниже—10°) и без сильных ветра и осадков. В связи с этим на открытых пространствах полевки проходили от 50—60 (выгон) до 480—500 м

(Дон и левый берег до станицы), в пойменном лесу—от 150 до 400 м. Однако при благоприятных (для передвижения) условиях полевки проходят гораздо больше—до 2—4 км. Длина пути лесных мышей колебалась (в пойме) от 130 до 200 м, домовой мыши—до 200 м. Водяная крыса может проходить до 1 км.

5. Во время зимних передвижений по снегу для обыкновенной полевки отмечена возможность перекочевок многих особей в одном направлении и на расстояния до 500—1 000 м. Повидимому, такие перекочевки являются результатом самостоятельных передвижений отдельных грызунов в одну сторону.

6. Гибель полевок, передвигающихся по снегу от хищников, очень значительна. С увеличением длины пути она увеличивается, доходя (при передвижениях дальше 500 м) до 63% и выше. Процент гибели колеблется в зависимости от характера местности (защитные условия, численность хищников и т. д.), состояния снегового покрова (например, ледяная корка на поверхности снега увеличивает процент гибели) и пр.

7. Так как в летнее время защитных факторов гораздо больше, смертность передвигающихся грызунов от хищников в этих условиях должна резко уменьшиться по сравнению с зимой. Поэтому следует предполагать, что в весенне-летне-осенний период вполне возможны передвижения грызунов на далекие расстояния, а не только местные и постепенные передвижения в виде скоплений в скирдах и под копнами или заселения осенью построек человека. Изучение таких передвижений на большие расстояния имеет большое теоретическое, сельскохозяйственное и эпидемиологическое значение и должно поэтому привлечь внимание в дальнейших исследованиях, так же как и выяснение причин, вызывающих передвижения грызунов, и установление некоторых других закономерностей этих последних.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бажанов В. С., Из работ по изучению млекопитающих юго-восточных степей б. Самарской губ., Бюлл. Средневолжского КрайСТАЗР за 1926—1928 гг., 1930.—2. Бируля Н. Б., Экологические закономерности распределения малого суслика в пространстве, Сборник Института зоологии МГУ, № 3, 1936.—3. Боцарников О. Н. и Крылова К. Т., Опыты по борьбе с мышами зимой 1932/33 г. в Прикумском районе Северокавказского края, Сборн. Борьба с грызунами в степях Предкавказья, 1935.—4. Браунер А. А., Сельскохозяйственная зоология, 1923—5. Буш Н. А., Ботанико-географический очерк Европейской части СССР, 1933.—6. Воронов А. Г., Воздействие зимней деятельности обыкновенной полевки на растительность пастбищ, Сов. бо аника, № 3, 1935.—7. Ерофеев И. В., Материалы о грызунах Заволжья, Бюлл. Средневолжской КрайСТАЗР за 1926—1928 гг., 1930.—8. Зверев М. Д. и Пономарев М. Г., Биология водяной крысы и отравленные приманки в борьбе с ними, Изв. Сиб. КрайСТАЗР, № 4 (7), 1930.—9. Иофф И. Г., Мышиные блохи во время массового размножения мышей, Сборн. Борьба с грызунами в степях Предкавказья, 1935.—10. Казанский, Биология и опыты борьбы с полевкой Micotus Brandti, Сов. экспед. по защ. раст. в Монголии, 1930.—11. Калабухов Н. И. и Оболенский С. И., Массовое размножение мышевидных грызунов, Сборн. ВИЗР, № 5, 1933.—12. Калабухов Н. И. и Раевский В. В, Материалы по динамике фауны грызунов в Предкавказских степях, Сборн. Борьба с грызунами в степях Предкавказья, 1935.—13. Калабухов Н. И. и Раевский В. В., Методика изучения некоторых вопросов, экологии мышевидных грызунов, Вестн. микр., эпид. и параз, т. XII, вып. 1, 1933.—14. Кистяковский А. Б., Материалы по распространению грызунов в степях Предкавказья, Сборн. Борьба с грызунами в степях Предкавказья, 1935.—15. Кузнецов Б А., Млекопитающие степной полосы Южного Урала, Бюлл. Моск. о-ва исп. пр., Нов. сер., том XXXVII, вып. III—IV.—16. Мигулин А. А., Мыши северо-восточной Украины, Труды Харьков. о-ва исп. прир., вып. II, 1927.—17. Новопокровский И. В., Растительность Северокавказского края, 1925.—18. Оболенский С. И., Фауна грызунов степей Предкавказья, Сборн. Борьба с грызунами в степях Предкавказья, 1935.—19. Огнев С. И., Грызуны Северного Кавказа, 1924,—20. Орлов Е. И.

и Фенюк Б. К., Материалы познан. фауны позвон. приморской полосы Калм. обл., Мат. позн. фауны Нижн. Поволжья, вып. I, 1927.—21. Плятер-Плохоцкий К. А., Вредные и полезные животные в сельском хозяйстве ДВК, 1934.—22 Радищев А. М., Материалы познан. фауны грызунов. Кабардино-Балкарской автономной области, Изв. Северокавказской КрайСТАЗР, № 2, 1926.—23. Ралль Ю. М. К зимней биологии песчанки Gerbillus tamaricinns и других грызунов окрестностей г. Урды, Вестн. микр., эпидем. и параз., т. X, № 2, 1931.—24. Родионов З. С., Биология общественной полевки, 1924.—25. Россиков К. Н., Полевые мыши и меры борьбы с ними, 1916.—26. Свириденко П. А., Степная пеструшка на Северном Кавказе и ее систематическое положение, Изв. Северокавказской КрайСТАЗР, № 4, 1928.—27. Серебренников М. К., Материалы по систематике и экологии грызунов Южного Зауралья, Еж. зоол. музея Академии наук, 1929.—28. Стальмакова Б. А., Места обитания грызунов в Ставр. степях, Сборн. Борьба с грызунами в степях Предкавказья, 1935.—29. Стрельников И., Физиологические основы экологии грызунов, Сборн. ВИЗР, № 7, 1933.—30. Тихвинский В. И., Методика пересадки выхухоли, Раб. Волж.-Кам. Рон. Оп. пром. биол. ст., вып. II, 1932.—31. Фенюк Б. К., Массовое размножение мышевидных грызунов в Сталинградском крае осенью 1933 г., Вестн. микр., эпид. и параз., т. XIII, вып. 3, 1934.—32, Формозов А. Н., Млекопитающие Северной Монголии по сбор. экспед. 1926 г., Изд. Академии наук, 1929.—33. Шарлеман Э. В., Млекопитающие окрестностей г. Киева, Материалы к познанию фауны юго-западной России, т. I, 1915.

REGULARITIES OF SEASONAL MIGRATIONS IN MOUSE-LIKE RODENTS

by S. N. Varshavsky

From the Laboratory of Vertebrates. the Azov-Black Sea Institute of Plant Protection, Rostov on Don.

Summary

I The author has carried out observations on the migrations of mouse-like rodents (Microtus arvalis, Lagurus lagurus, Mus musculus and Sylvaemus sylvaticus) from one habitat to another during different seasons of the year. For this purpose on certain plots, situated in diverse habitats (stations) the numbers of rodents as well as of their burrows were regularly recorded in the course of the whole year; at the same time observations on the density of population in burrows were made at different periods of the year and finally the migration of rodents over snow was studied in winter by means of tracking. The investigations were chiefly conducted in the steppe part of the Northern Caucasus, in the former Salsky district in 1933—1934, i. e., during the period of the rodent mass propagation in that district.

II. Observations were carried out in the following habitats: in virgin steppe (pasturage), arable fields, meadows overflowed with spring water, woods growing in the inundation zone of the Don, waste lands, orchards and villages.

III. The data obtained make it possible to assert that in mouse-like rodents certain seasonal migrations from one habitat to another do regularly occur. According to the degree of attachment to a habitat (i. e., to the intensity of nomadism) the annual cycle of those rodents is to be divided into five periods:

1) The spring period of the greatest attachment to the habitat (from the second half of March till the first half of May).

2) The early-summer period of the beginning of migrations, taking place for the most part within the limits of the habitat occupied (from the second half of May till the end of June).

3) Late summer period (from the end June till the first half ot September).

4) The autumn period (from the second half of September till the end of November), the two latter periods showing the highest degree of mobility among rodents with a population exchange occuring not only within the limits of the same habitat, but between different ones as well.

5) The winter period of a sharp decrease to be observed in mass migrations alongside with the presence of individual ones (from the end of November till the second half of March).

The intensity of migrations in diverse species is not the same at different periods of the year, e. g., Microtus arvalis and Lagurus lagurus show their greatest mobility during the third period, while Mus musculus are most mobile in the fourth.

IV. The data obtained seem to indicate that the annual lifecycle of mouse-like rodent population is spent over considerably larger areas, than it is usually believed, a seasonal change of dwelling places being needful for the life of populations.

V. In particular it has been established that in winter conditions voles (Microtus arvalis) can migrate over snow as far as 2—4 km. off, while house mice (Mus musculus) are able to cover distances of $1—1\frac{1}{2}$ km (see table 13 and data on pp. 50 and 5).

VI. The extent of migrations is found to be affected by a series of factors. The temperature of the air and the force of the wind produce a sharp influence on the activity of voles (see table 14). The absence of protection (vegetation) as well as the activity of predatory birds and mammals result in a sharp reduction of the probability of the rodent migrations for long distances. The data given on the rate of mortality among rodents from predators depending of the charactes of vegetation the distance traversed serve to confirm that conclusion (table 13 and figs. 9 and 10).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 2

СОСУДЫ ХВОСТОВОГО ПЛАВНИКА ЛИЧИНОК АМФИБИЙ И ИХ ДЫХАТЕЛЬНАЯ ФУНКЦИЯ

Л. Медведев

Из лаборатории морфологии Института зоологии МГУ (зав.—проф. Б. С. Матвеев)

ВВЕДЕНИЕ

За последнее время в морфологии животных все более и более начинает развиваться очень своеобразное и интересное направление. Все большее количество работ не ограничивается описанием изменений формы органов в их онтогенезе или в сравнительно-анатомическом ряду, а ставит задачу вскрыть и понять зависимость между изменением формы и функции органов. Вопрос о взаимоотношении формы и функции является одним из самых общих и глубоких вопросов биологии. Поэтому понятен естественный интерес к накоплению фактического материала, способствующего разъяснению сложных закономерностей, определяющих изменение строения органов и изменение их функций. Конечно, наиболее прямым путем исследования является одновременное применение морфологической и физиологической методики. Однако не исключена возможность, что в некоторых случаях соответственно направленное морфологическое исследование также может дать весьма интересные результаты. Используя основной метод эволюционной морфологии, т. е. метод сравнения органов, выявления особенностей их формы у различных видов, можно получить указания не только на изменения структуры органов, но и указания на характер изменения их функций. Некоторые органы и их кореллятивные отношения к другим органам наиболее удобны для исследования в этой области. Таковы так называемые компенсаторные органы.

Компенсаторными называют те органы, которые своей функцией дополняют или замещают функцию кахих-либо других органов. Они поддерживают общую величину данной функции организма (например, дыхания) на таком уровне, который обеспечивает нормальное состояние организма и правильное протекание процессов развития органов в течение онтогенеза. Компенсаторные органы широко распространены и весьма разнообразны. Они могут иметь вспомогательное функциональное значение на самых различных стадиях онтогенеза, т. е. и у личинок, и у взрослых особей. В настоящей работе мы ограничиваемся рассмотрением личиночных органов дыхания у амфибий.

У личинок рыб компенсаторные органы дыхания исследовались в недавнее время С. Г. Крыжановским (1933). Значение органов дыхания им признается за такими обра-

зованиями, как кровеносная сеть сосудов на поверхности желточного мешка в ранних стадиях развития личинок, непарные плавники, жаберная крышка и пр. Относительная степень прогрессивного развития того или другого из перечисленных органов у личинок, относящихся к различным систематическим категориям (т. е. видам, семействам), является различной. Так, например, у одних большего развития достигает кровеносная сеть сосудов, желточного мешка и относительно слабо развита или совсем отсутствует она в плавниках, у других может наблюдаться обратное отношение.

Если у личинок рыб подобные коррелятивные связи компенсаторно дыхательных органов друг с другом и с жабрами как специально дыхательным органом достаточно хорошо изучены, то личинки амфибий с такой точки зрения никогда еще специально не исследовались. Было бы интересно выяснить, имеются ли у личинок амфибий компенсаторные органы дыхания, сходные с таковым личинок рыб. Во взрослом состоянии у амфибий чрезвычайно сильно развита дыхательная функция кожи и, однако, совершенно неизвестно, какое значение она имеет на личиночных стадиях.

Большая величина хвостовых плавников личинок амфибий и соответственно большая их поверхность (пожалуй, не меньшая поверхности туловищной части тела) заставляет ожидать, что плавники личинок амфибий так же, как и плавники личинок рыб, имеют отношение к дыханию. Разрешение этого вопроса составляет задачу настоящей работы.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Сосуды хвостового плавника личинок амфибий уже не раз привлекали внимание исследователей. Некоторые из них рассматривали гистологическую структуру капиллярных сосудов в лопастях (Arnold, 1871, Colubew, 1869). Задачей работ этих авторов было проследеть процесс эмбрионального развития капилляров и на их примере выявить особенности закладки и роста мельчайших кровеносных сосудов. Как объект, подходящий для подобных исследований, были взяты лопасти плавников личинок амфибий, так как они настолько прозрачны, что позволяют наблюдать развитие капилляров у живых личинок. В этих работах отсутствуют указания на форму капиллярных сосудов в лопастях плавника у различных видов и на характер их соединения с крупнейшими сосудами. Работы другой части исследователей посвящены описанию крупнейших лимфатических и кровеносных сосудов тела личинок амфибий, в том числе и хвостовых сосудов.

Так, у Anura форма и положение лимфатических сосудов и лимфатических сердец подробно описаны Гоуэром (Houer) в 1905 г. Материалом исследования послужили личинки нескольких видов. В дальнейшем исследования были распространены и на личинок Urodela (Houer и Udziela, 1912). В последней работе имеются указания на соединение системы лимфатических сегментальных сердец с боковыми венами тела (vv. laterales cutanea), проходящими частично и в хвостовом плавнике личинок. Эти отношения заставили обратить внимание на функцию этих же vv. laterales cutanea у личинок Anura, где они развиты главным образом в хвостовом плавнике. Появляется работа Федоровича (Fedorowicz, 1914), который описывает развитие этих вен у R. temporaria и их отношение к лимфатической системе. Кроме того, он дает описание и всех других крупнейших вен плавника личинок Anura. Он впервые производит сравнение этих вен в различных семействах амфибий, однако обходит рассмотрение формы капиллярных сетей в лопастях плавника, а потому не дает цельного описания всей системы кровеносных сосудов плавника.

Весьма отрывочные указания на форму сосудов имеются в некоторых работах по исследованию регенерации сосудов плавника (Dziurzynski, 1911).

Во всех указанных работах материал исследования не является настолько широким и полным, чтобы была возможность судить о функции кровеносной системы плавника, о том в какой степени она связана с дыханием. Чтобы получить представление о дыхательной функции, необходимо дать цельное и подробное описание как крупнейших вен, так и мельчайших капиллярных сосудов и исследовать особенности их формы у различных представителей класса амфибий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сосуды плавника изучались мной у 11 видов амфибий, из них 3 вида Urodela и 9 видов Anura.

Molge cristata, M. vulgaris, Siredon pisciforme.

Rana temporaria, R. arvalis, R. ridibunda, R. esculenta.

Bufo bufo. B. viridis.

Bombina bombina. Pelobates fuscus.

Рассматривая в проходящем свете под микроскопом хвостовой плавник личинок амфибий и наблюдая движение крови по сосудам, можно получить достаточно ясное представление как о расположении крупнейших сосудов, так и о форме капилляров. Этот метод являлся основным в настоящей работе. Он удобен тем, что позволяет наблюдать непосредственно на живых личинках развитие сосудов, а также сравнивать форму сосудов у различных видов. Для того чтобы обеспечить неподвижность личи-

нок и сделать зарисовки, применялась наркотизация личинок эфиром. Однако даже в этом случае неподвижность была лишь относительная, что сделало невозможным применение рисовального аппарата. Сосуды плавника у личинок достаточно крупного размера (например, аксолотль) препарировались на фиксированном материале. Жаберно-легочный аппарат подвергался препаровке на свежем материале без фиксации.

СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Urodela

Развитие сосудов хвостового плавника у личинок тритонов начинается после выхода их из яйцевых оболочек и достижение размеров около 7 мм.

Процесс развития можно довольно уверенно разделить на три стадии, если наблюдать движение крови по сосудам.

Первая стадия. Впервые замечается движение крови по двум крупнейшим сосудам, т. е. по хвостовым артерии и вене (a. и v. caudalis). При этом вся кровь, сначала идущая в каудальном направлении по a. caudalis, затем поступает в v. caudalis profunda и меняет направление движения на обратное. Соединение артерии с веной и положение этих сосудов относительно друг друга походит на петлю, дорсальное колено которой представлено a. caudalis, а вентральное—v. caudalis profunda. Оба сосуда вплоть до места их соединения проходят параллельно друг к другу под хордой, при этом вена располагается несколько вентральнее, чем артерия. По боковым сторонам и снизу их прикрывают миомеры плавника. По мере развития длина хвостовой артерии и соответствующей ей вены увеличивается.

Вторая стадия. Почти одновременно с удлинением хвостовой артерии замечается отделение от нее в дорсальном направлении тонких, сегментально расположенных капилляров. Они настолько тонки, что эритроциты в них располагаются в один ряд. Эти капилляры пронизывают соединительную ткань, разделяющую миомеры, и доходят почти до дорсального края мускулатуры хвоста. Здесь они петлеобразно изгибаются и возвращаются в глубь мускульной части плавника, где соединяются с v. caudalis profunda. Сходным путем развивается ряд сегментальных капилляров, отходящих от хвостовой артерии в вентральном направлении. Однако они выражены слабее, чем капилляры, отходящие в дорсальном направлении. Описанные капилляры впоследствии образуют aa. и vv. intersegmentales, функция которых в основном—питание мускулатуры плавника.

Третья стадия. Часть интерсегментальных сосудов разрастается настолько значительно, что проникает в ткань лопастей плавника, образуя неправильной формы разветвляющиеся капиллярные сосуды, иногда достигающие краев лопастей. Таким образом, ко времени развития обоих пар конечностей у личинок тритонов образуется довольно густая сеть древовидных капилляров в лопастях плавника.

Повидимому, основной функцией капилляров является функция дыхания. На это указывает значительная поверхность капиллярной сети лопастей,

Дыхательная поверхность сосудов тела личинок Urodela не только представлена в лопастях хвостового плавника. Она достигает довольно значительной величины и в туловищной части тела вследствие наличия так называемых vv. laterales cutanea, частично заходящих в хвостовую область.

Боковые вены развиваются путем соединения анастомозами поверхностных сегментальных вен, лежащих на границах миомер. Они

проходят по средней линии боковых сторон тела в виде крупных продольных сосудов, собирая кровь из мускулатуры через многочисленные сегментальные подкожные ветви (рис. 1. Аксолотль. Такое же положение сосудов у личинок тритонов). Повидимому, эти vv. laterales cutanea у личинок Urodela играют такую же важную роль в кожном дыхании, как и сосуды лопастей хвостового плавника. Малое число исследованных видов Urodela (три вида) не позволяет судить об изменении площади сосудов плавника в зависимо-

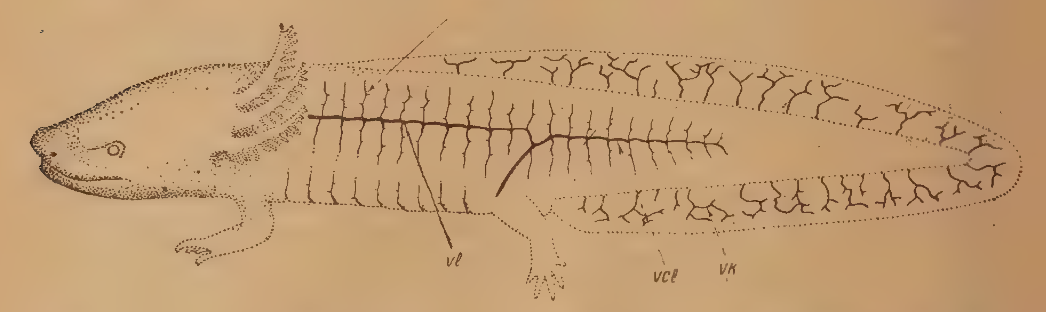


Рис. 1. Siredon pisciforme (длина 10 см). (Система поверхностных, подкожных сосудов) v. l. — v. lateralis cutanea; v. cl. — v. caudalis lateralis; vis. — v. v. intersegmentales; vk. — капилляры лопастей плавника

сти от степени прогрессивного развития жаберно-легочного аппарата. Ясных различий в форме хвостовых сосудов у различных видов не замечено.

Anura

Наиболее резкие морфологические отличия кровеносной системы плавника у хвостатых и бесхвостых амфибий проявляются в строении боковых вен (vv. laterales cutanea). Боковая вена Anura в отличие от ранее описанной вены Urodela располагается почти исключительно только в хвостовой части тела, т. е. в хвостовом плавнике. У Anura почти редуцирована туловищная часть vv. laterales cutanea, которая очень хорошо развита у Urodela. Ее остаток представлен боковыми хвостовыми венами (так называемые vv. caudales laterales). Боковые хвостовые вены Anura впадают в краевые почечные вены (vv. Jacobsonii), тогда как боковые туловищные вены личинок Urodela впадают в vv. jugulares interna близ слуховой капсулы. Непарная хвостовая вена у тех и других равным образом соединяется с задними концами краевых почечных вен.

Процесс онтогенетического развития сосудов плавника у Anura часто идет по несколько другому пути, чем это было описано выше у Urodela. У Anura происходит ускорение развития сосудов лопастей, выражающееся в том, что они развиваются одновременно с сегментально-мышечными сосудами. Поэтому разделение второй и третьей стадий развития сосудов Urodela не выражено у Anura. Можно предполагать, что это является вторичным признаком, может быть, связанным с более ранним началом функционирования плавника как органа дыхания у личинок Anura. На это указывает время начала развития сосудов лопастей плавника у Urodela, которое приходится на относительно несколько более позднюю стадию, чем у Anura.

Рассмотрим некоторые особенности кровеносной системы плавника в различных семействах бесхвостых амфибий в порядке возрастания ее дыхательного значения.

Discoglossidae. Развитие хвостовых сосудов начинается на относительно поздней, по сравнению с другими Anura стадии, а именно тогда, когда уже начинается закрывание наружных жабр жаберной крышкой. Хвостовая вена личинок Bombina bombina (рис. 2, vci) проходит вдоль вентрального края миомер хвоста, на границе между мускульной частью и лопастью плавника. Вследствие ее поверхностного положения она может быть обозначена как v. caudalis inferior, в противоположность более глубоко помещающейся v. caudalis profunda у Urodela. Как исключение из всех исследованных личинок амфибий у личинок Bombina отсутствуют латеральные хвостовые вены. Отсутствие этих вен, однако, компенсируется развитием так называемой дорсальной хвостовой вены (v. caudalis dorsalis), которая имеется еще только в одном семействе Anura, а именно у Pelobatidae.

Дорсальная вена (рис. 2, vcd) собирает кровь из капиллярных сосудов верхней лопасти и частично также из мускулатуры плавника.

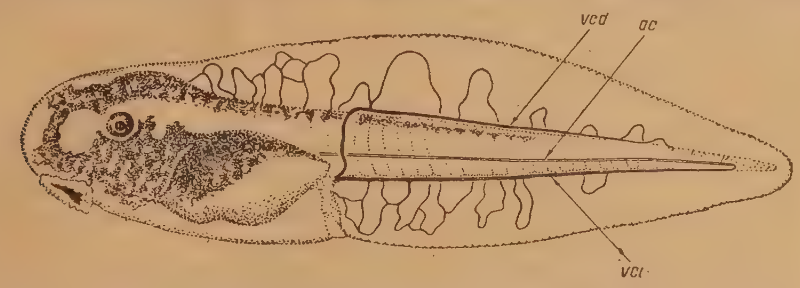


Рис. 2. Bombina bombina (длина 12 мм). Кровеносная система хвостового плавника ac. — a. caudalis, vcd. — v. caudalis dorsalis; vci. — v. caudalis inferior; K. — капилляры лопастей

Она соединяется у некоторых особей с Якобсоновыми венами, а у некоторых—с вентральной веной. Анастомозом является одна из сегментальных вен. Капиллярные сосуды дорсальной и вентральной лопастей плавника в начале своего развития имеют форму крупных малочисленных петель, расположенных в сагиттальной плоскости плавника. Со временем они несколько усложняются вследствие разделения крупных петель на более мелкие. Однако все же общая площадь капиллярной сети остается несколько меньшей, чем у других исследованных Anura (это справедливо в отношении личинок Bombina bombina размером до 12 мм; более крупных не имелось).

Движение крови по капиллярам плавника у личинок Bombina совершается с большей скоростью, чем у прочих Anura. Указанные особенности заставляют предполагать, что дыхательная функция капилляров описанного типа невелика. Вероятно, она меньше, чем у прочих Anura.

Отличий в степени развития жабро-легочного аппарата у личинок Bombina bombina от других Anura (за исключением Bufo bufo) не наблюдалось.

Pelobatidae. Это семейство сходно с предыдушим тем, что у личинок Pelobates fuscus (как это изображено на рис. 3) также имеется дорсальная хвостовая вена (v. caudalis dorsalis), но в то же время отличается тем, что одновременно хорошо развиты и боковые вены (vv. caudales laterales). Присутствует также нижняя хвостовая вена (v. caudalis inferior).

Таким образом, в плавнике Pelobatidae кровеносная система достигает наибольшей сложности, так как имеются четыре крупных

венозных сосуда. Быть может, это связано с большой величиной личинок, достигающих около 10 см.

Из капиллярных сосудов дорсальной лопасти кровь поступает в v. caudalis dorsalis, из вентральной—в v. caudalis inferior. Капилляры имеют древовидно ветвящуюся форму (рис. 3). Они похожи на ряд деревец, отходящих от края мускульной части хвоста. По мере приближения к краям лопастей они разделяются на все более мелкие веточки. Одни из этих деревец являются артериальными сосу-

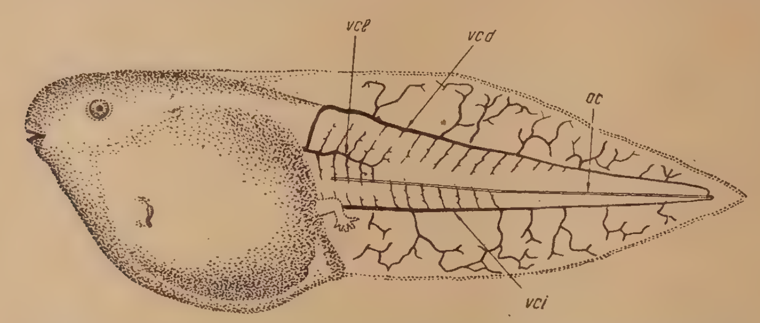


Рис. 3. Pelobates fuscus (длина 95 мм). vcl. — v. caudalis laterales. Прочие обозначения те же, что на предыдущем рисунке

дами, другие—венозными. Те и другие располагаются, чередуясь, и имеют разнообразную величину и форму. У молодых личинок капилляры имеют форму петель и лишь ко времени максимального разрастания лопастей плавника принимают сложную ветвистую форму.

Ranidae. Дорсальная вена (v. caudalis dorsalis) отсутствует. Латеральные вены (vv. caudalis laterales) хорошо развиты (рис. 4, vcl). Они собирают кровь из мускульной части хвоста и с ними же соединяются через сегментальные вены капиллярные сосуды передней половины дорсальной лопасти. Венозные капилляры задней половины

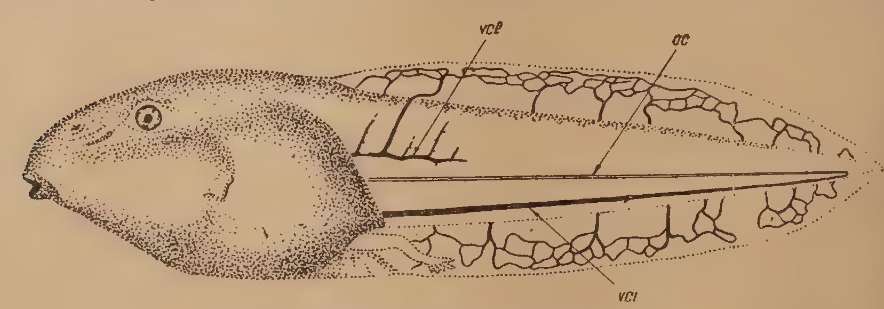


Рис. 4. Rana temporaria (длина 35 мм)

дорсальной лопасти и всей вентральной соединяются с v. caudalis inferior (vci). Она же частично собирает кровь и из вентральной части мускулатуры плавника.

Развитие капилляров в лопастях плавника начинается в стадии, когда уже присутствуют наружные жабры. Это соответствует длине личинок около 8—9 мм.

Скорость развития капиллярных сосудов у различных видов различна. Так, например, одинакового размера личинки R. esculenta и R. ridibunda (9—10 мм) явственно отличаются по степени густоты капиллярной сети в лопастях плавника. У первых на этой стадии имеется лишь небольшое количество капиллярных петель, тогда как у вторых

количество капилляров и соответственно-поверхность капиллярной сети значительно больше. Связано ли это различие с особенностями функционирования жаберно-легочного аппарата у каждого из этих двух, видов выяснить не удалось. Вообще у всех четырех исследованных видов Rana трудно судить об относительной величине дыхательной функции жаберно-легочного аппарата, если ограничиваться только рассмотрением его морфологических особенностей, так как каких-либо указаний на различие в степени относительного прогрессивного развития его у различных видов не существует.

Как и вообще у всех исследованных амфибий, капиллярные сосуды лопастей плавника на ранних стадиях развития имеют форму петель. С возрастом они принимают ветвистую форму. Особенно своеобразно выражена ветвистая форма капилляров у личинок R. temporaria (рис. 4) и R. ridibunda. У этих видов наблюдается увеличение количества разветвлений капилляров близ краев лопастей, вследствие чего капиллярная сеть в этих частях лопастей является более густой и обладает большей поверхностью, чем в частях лопастей, прилежащих к мускулатуре плавника. Эту особенность можно объяснить только с точки зрения признания дыхательной функции капилляров.

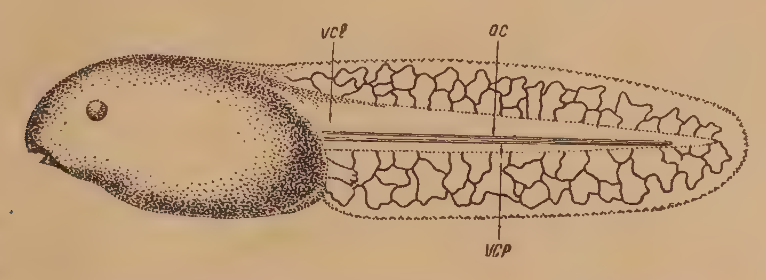


Рис. 5. Bufo bufo (длина 18 мм). vcp. — v. caudalis profunda

Форма капиллярных сосудов лопастей плавника личинок Rana подвержена большей индивидуальной изменчивости. Варииpует как степень густоты капилляров близ краев лопастей, так и относительное количество сосудов лопастей, впадающих в латеральные вены, и количество сосудов, впадающих в вентральную вену.

Bufonidae. У личинок Bufo bufo (рис. 5), которые были исследованы, отсутствует v. caudalis dorsalis, но присутствуют vv. caudalis laterales (vcl) и непарная хвостовая вена (vcp), занимающая положение, отличающееся от положения соответствующей вены у других исследованных Anura и более сходное с положением ее у Urodela. Она залегает довольно глубоко в мускулатуре плавника, проходя вблизи от a. caudalis, а потому как и хвостовая вена Urodela, может быть названа v. caudalis profunda (размер исследованных личинок Bufo bufo от 10 до 18 мм) так же, как v. caudalis inferior прочих Anura, v. caudalis profunda Bufo собирает кровь из мускулатуры и лопастей плавника.

Форма лопастей плавника личинок Bufo bufo отличается характерными особенностями. Хвостовой плавник не заостряется к заднему концу, как у других исследованных Anura, а имеет почти параллельные дорсальный и вентральный края и полукругло-очерченный конец. Такая форма указывает на увеличенную площадь лопастей. Интересно отметить, что такая форма плавника личинок Bufo наблюдается уже на очень ранних стадиях развития личинок.

Капиллярная сосудистая система лопастей имеет вид густой мелкоячеистой сети, равномерно распределенной по всей их площади (рис. 5). Общая поверхность капиллярных сосудов достигает, по сравнению с другими Anura, значительной величины. Внутренние жабры у личинок Bufo bufo хорошо развиты. Легкие же, в противоположность прочим Anura, развиваются и наполняются воздухом только к концу метаморфоза. Отсутствие легочного дыхания, дополняющего жаберное, возможно связано с более придонным образом жизни личинок Bufo bufo по сравнению с другими Anura. У всех остальных исследованных Anura, как Ranidae, Pelobatidae, Discoglossidae легкие развиваются на очень ранних стадиях (до появления конечностей). В это время они похожи на наполненные воздухом пузыри. Позднее развитие легких компенсируется развитием дополнительного органа дыхания, т. е. лопастей хвостового плавника и изменением формы и площади капиллярной сети.

ЭВОЛЮЦИЯ СОСУДОВ ПЛАВНИКА ПО ПУТИ ПОВЫШЕНИЯ ИХ ДЫХАТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ

Вышеприведенное описание кровеносной системы хвостового плавника различных личинок амфибий позволяет сделать некоторые выводы о характере адаптивной эволюции сосудов по пути повышения их дыхательной функции. Можно указать два таких пути.

1. Развитие сложной ветвистой формы капиллярных сосудов, чем достигается увеличение дыхательной поверхности. В некоторых случаях (как видовой или индивидуальный признак) при этом наблюдается увеличение густоты капиллярной сети близ краев лопастей. Ветвистую форму капилляров имеют личинки двух видов тритонов и аксолотль. У личинок Anura она в особенности резко выражена в семействах Pelobatidae и Ranidae.

2. Развитие равномерно распределенной по всей площади лопастей мелкоячеистой сети капилляров. Подобный тип капиллярной сети мы находим только у Bufonidae.

У Discoglossidae мы находим промежуточный тип формы сосудов лопастей в виде крупных неправильной формы петель.

Мелкоячеистая капиллярная сеть имеет большую поверхность и, повидимому, это объясняет, почему она встречается именно у личинок Bufo, так как у них отсутствует дыхательная функция легких, а, следовательно, возрастает компенсаторно-дыхательное значение плавника. Сосудистая сеть в виде капилляров древовидной формы имеет относительно несколько меньшую поверхность. Возможно, что она также играет значительную роль в дыхательной функции, однако об этом трудно судить, так как корреляции с жабро-легочным аппаратом у видов, у которых она имеется (т. е. у Urodela, Pelobates, Rana), не наблюдались.

На присутствие функции дыхания у хвостового плавника вообще всех исследованных личинок амфибий указывают не только особенности формы сосудов и коррелятивные отношения их с жаберно-легочным аппаратом (особенно у Bufo), на это указывает и тот факт, что количество крови, поступающее в лопасти плавника, весьма велико. Количество капиллярных сосудов в лопастях больше того количества сосудов, которое питает мускулатуру плавника.

Отличия в форме сосудов плавника личинок амфибий и личинок рыб достаточно ясно выражены. У личинок рыб (например, Cyprinidae) сосудистая поверхность анального плавника в тех случаях, когда она достигает наибольшей величины, образована разветвле-

ниями непосредственно самой v. caudalis inferior (Крыжановский, 1933). У личинок амфибий v. caudalis inferior сохраняет форму цельного прямого сосуда. Увеличение поверхности происходит вследствие развития специальных капиллярных сосудов, отходящих от v. caudalis inferior в ткань лопастей. Эти сосуды служат как для снабжения ткани лопастей питательными веществами, так вместе с тем и для дыхания. Они функционируют вплоть до начала редукции хвоста личинок (у Anura), т. е. до метаморфоза. Сходство выражено в том, что кровеносная сеть в спинном плавнике личинок рыб (в тех случаях, когда она имеется) развивается из сегментальных сосудов. Таким же образом развиваются сосуды в дорсальной лопасти плавника амфибий.

У всех личинок амфибий в лопастях плавника имеется более или менее густая сеть капиллярных сосудов (не были исследованы лишь Apodes). Этого нельзя сказать о личинках рыб, так как в некоторых семействах рыб лопасти плавников личинок лишены кровеносных капилляров. Таким образом, присутствие капиллярной сети в лопастях плавника амфибий носит более распространенный и константный характер. Существенно различна также продолжительность функционирования плавников как органов дыхания в течении онтогенеза. У личинок рыб (за малым исключением) наибольшее значение для дыхания имеют плавники на разных стадиях до развития дефинитивных жабер. У личинок амфибий их дыхательная функция растягивается на значительно более длинный период онтогенеза, так как редукция сети капиллярных сосудов в лопастях плавника начинается лишь ко времени матаморфоза.

В заключение рассмотрим некоторые примеры выраженной функции дыхания хвостового плавника у личинок амфибий тропических видов, отличающихся особенностями своего размножения.

Южноамериканский род Phillomedusa, виды которого ведут древесный образ жизни, сходный с нашими квакшами, описан известным английским естествоиспытателем Бэджетом (Budgett, 1907). Phillomedusa hipohondrialis откладывает яйца на ветвях растений, свисающих над водой. Личинки размножаются внутри студенистой разжиженной оболочки яйца, а затем заканчивают превращение в воде. Во время пребывания в оболочке у них чрезвычайно сильно развиваются наружные жабры, достигающие $^1/_3$ длины тела. Хвост же у нее сравнительно небольшой и у личинок с задними конечностями намечается редукция его верхней лопасти.

У Hemisus marmoratus (так называемые „лягушки поросята“. Африка) самка прикрывает своим телом яйца до выхода головастиков. В отличие от Phillomedusa у Hemisus совершенно отсутствуют наружные жабры, что компенсируется прогрессивным развитием хвоста, имеющего лопасти с густой сетью капиллярных сосудов (судя по рисункам Бэджета).

Xenopus laevis (гладкая шпорцевая лягушка. Подотряд Aglossa. Тропическая Африка). Личинка также имеет весьма слабо развитые наружные жабры. Вентральная лопасть хвостового плавника сильно увеличена (Peter, 1931).

Mantophrine robusta (узкоротая лягушка. Новая Гвинея). У личинок отсутствуют жабры. Длинный хвост с кожистой оторочкой богато снабжен кровеносными сосудами (Брэм).

Hylodes martinicensis (антильская лягушка). Наружные жабры отсутствуют. Хвост тесно прилегает к оболочке яйца и настолько богат кровеносными сосудами, что является органом дыхания (Peters, 1876).

Rana opistodon (Соломоновы острова). Органами дыхания являются своеобразные поперечные складки кожи по бокам брюха молодого лягушенка (Boulenger, 1890). Яркий пример своеобразия личиночных дыхательных органов дает личинка Necturus. У нее в связи с большим объемом желточного мешка сильно развивается на его поверхности сеть капилляров кровеносной системы. Дыхательная функция желточного мешка оказывается вполне достаточной на первой стадии до развития наружных жабер. В связи с этим, повидимому, наблюдается запаздывание в развитии хвостового плавника, что и сказывается на его малой длине (около $^1/_3$ длины тела).

Дыхательная функция желточной кровеносной системы весьма развита и распространена среди личинок различных семейств рыб. У большинства личинок Anura и Urodela она не выражена и имеет более ограниченное распространение, что, может быть, связано с относительно более слабым развитием желточного мешка.

Выводы

1. Хвостовой плавник личинок амфибий имеет сильно развитую систему поверхностно лежащих кровеносных сосудов, слагающуюся из интерсегментальных вен мускулатуры и из сосудов лопастей. Особенно велика площадь сосудов в лопастях плавника, так как в них имеется густая сеть капилляров.

Количество сосудов, отходящих в лопасти плавника, настолько велико и диаметры этих сосудов настолько широки, что количество крови, поступающее в лопасти плавника, не меньше, а, вероятно, больше того количества крови, которое питает мускульную часть плавника. Эти особенности в кровеносной системе сосудов плавника могут быть объяснены только с точки зрения признания за хвостовым плавником значения компенсаторного личиночного органа дыхания.

2. Различия в форме капиллярной сети лопастей плавника в различных семействах амфибий имеют характер адаптаций, связанных с повышением дыхательной функции путем увеличения площади поверхности капилляров.

Имеются два пути увеличения поверхности капиллярной сети:

а) Развитие сложной древовидной формы капилляров, причем часто наблюдается концентрация их разветвлений близ краев лопастей (подобный тип имеют семейства Ranidae, Pelobatidae и все Urodela).

б) Развитие мелкоячеистой сети капилляров, равномерно распределенной по всей площади лопастей (Bufonidae).

3. Прогрессивное развитие лопастей плавника и густота капиллярной сети в них коррелятивно связаны с величиной относительного прогрессивного развития жаберно-легочного аппарата у различных видов. Особенно резко эта зависимость выражена у Bufonidae.

4. В отличие от личинок рыб у личинок амфибий хвостовой плавник у всех семейств и видов снабжен кровеносными сосудами в лопастях. У рыб же имеется много примеров семейств, где отсутствуют кровеносные сосуды в лопастях плавников. Отсюда следует, что значение хвостового плавника как органа дыхания у амфибий имеет более константный характер по сравнению с рыбами. Если у личинок рыб плавники функционируют как органы дыхания главным образом до того, как разовьются дефинитивные жабры, то у личинок амфибий их функция растягивается почти на весь период личиночной жизни вплоть до времени метаморфоза, когда у Anura начинается редукция хвоста и когда они функционально сменяются кожно-дыхательными сосудами тела.

ЛИТЕРАТУРА

1. Arnold J., Experementelle Untersuchungen über die Entwicklung der Blutcapillaren. Virchow's Archiv f. pat. Anat. und Physiol., Bd. 53, Heft I, 1871.—2. Barfurth D., Versuche über Verwandung der Froschlarven. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 29, 1887.—3. Boulenger G., On the reptiles and batrachians of the Solomon Islands. Trans. Zool. Soc. London, vol. XII, 1890.—4. The Budgett memorial volume. Edited by J. Graham Kerr. Cambridge, 1907.—5. Брэм, Жизнь животных. —6. Dziurzynski A., Untersuchungen über die Regeneration der Blut- und Lymphgefässe im Schwanze von Froschlarven. Bull. Intern. Acad., Kraków, 1911.—7. Fedorowicz, Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklung einiger Venen bei Amphibien. Bull. Intern. Acad., Kraków, 1914.—8. Golubew A, Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklungsgeschichte der Kapillargefässe des Frosches. Arch. f. micr. Anat., Bd. 5, 1869.—9. Grodzinski Z., Ueber die Entwicklung der Gefässe des Dotterdarmes bei Urodelen. Bull. Intern. Acad., Kraków, ser. B., 1924.—10. Houer M., Untersuchungen über das Lymphgefässystem der Froschlarven. I. Teil. Bull. Acad. Sciences. Cracovie

1905.—11. Hoyer u. Udziela, Untersuchungen über das Lymphgefässystem von Salamanderlarven. Morph. Jahrb., Bd. 44, 1912.—12. Крыжановский С. Г., Органы дыхания личинок рыб (Teleostomie) и псевдобранхия, Труды лаборатории эволюционной морфологии, т. I, в. 2, 1933.—13. Mauer, Ueber die blutleeren Gefässe im Schwanze der Batrachienlarven. Sitzungsberichte d. Akad. in Wien, Bd. 91, 2, 1886.—14. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Development of Necturus maculosus, Heft II.—15. Peter K., Development of the external features of Xenopus laevis. The Journal of the Linnean Society, vol. XXXVII, № 254, London, 1931.—16. Peters H., Ueber die Entwicklung eines Batrachies, Hylodes martinicensis. Monatsber Akad. Wiss., Berlin, 1876.

THE VESSELS OF THE CAUDAL FIN IN AMPHIBIAN LARVAE AND THEIR RESPIRATORY FUNCTION

by L. Medvedev

1. The caudal fin of amphibian larvae has a well developed system of blood vessels located under the surface. This system encloses the intersegmental veins of the muscles as well as the vessels of the lobes. The blood vessel surface is particularly large in the fin lobes due to the dense net of capillaries.

The vessels directed toward the lobes are so numerous that it seems quite safe to consider the blood supplying of the fin lobes even better than that of the muscular part of the fin.

All these pecularities of the blood vessel system of the fin can be understood is we consider the caudal fin as a compensatory organ of respiration during the larval life.

2. Differences in the form of the capillary system of the caudal fin in different families of Amphibia must be considered as adaptations to an intensification of the respiratory function through an increase of the total surface of capillaries.

There are two modes of such an increase:

a. A development of complicated ramified capillaries with ramifications which are often observed along the border of the lobes.

Such a type is represented in Ranidae, Pelobatidae and in all Urodela.

b. A densely developed capillary net with small mashes evenly covering the lobe surface (Bufonidae).

3. The progressive development of the fin lobes and the density of their capillary system is correlated with the relative development of the branchial apparatus and lungs among different species. This correlation is particulaly well expressed in the fam. Bufonidae.

4. In distinction from the fish larvae the caudal fin lobes in all families of Amphibia are provided with blood vessels. There are many families of fishes in which the blood vessels of the fin lobes are absent. This shows that in Amphibia the respiratory rôle of the caudal fin is more constant than in fishes. The fins of fish larvae are used respiration mostly before the development of the definitive branchiae while in Amphibia their functionning covers almost the whole period of larval life up to the moment of metamorphosis. The reduction of the tail in Anura is accompanied by the substitution of this type of respiration for the skin-respiratory vessels of the body.

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENT

Адрес редакции: Москва, ул. Герцена, д. 6,

Институт зоологии МГУ. Тел. 1-57-21

По вопросам подписки обращаться по адресу: Москва, Орликов пер., 3, Дом книги, Биомедгиз

Цена 5 руб.